

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

FACULTÉ DES SCIENCES

RECHERCHES SUR LES ISOPODES CYMOTHOIDAE DES COTES FRANÇAISES

Volume II : BIOLOGIE GÉNÉRALE et SEXUALITÉ

THÈSE

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier
pour obtenir le grade de Docteur ès sciences naturelles

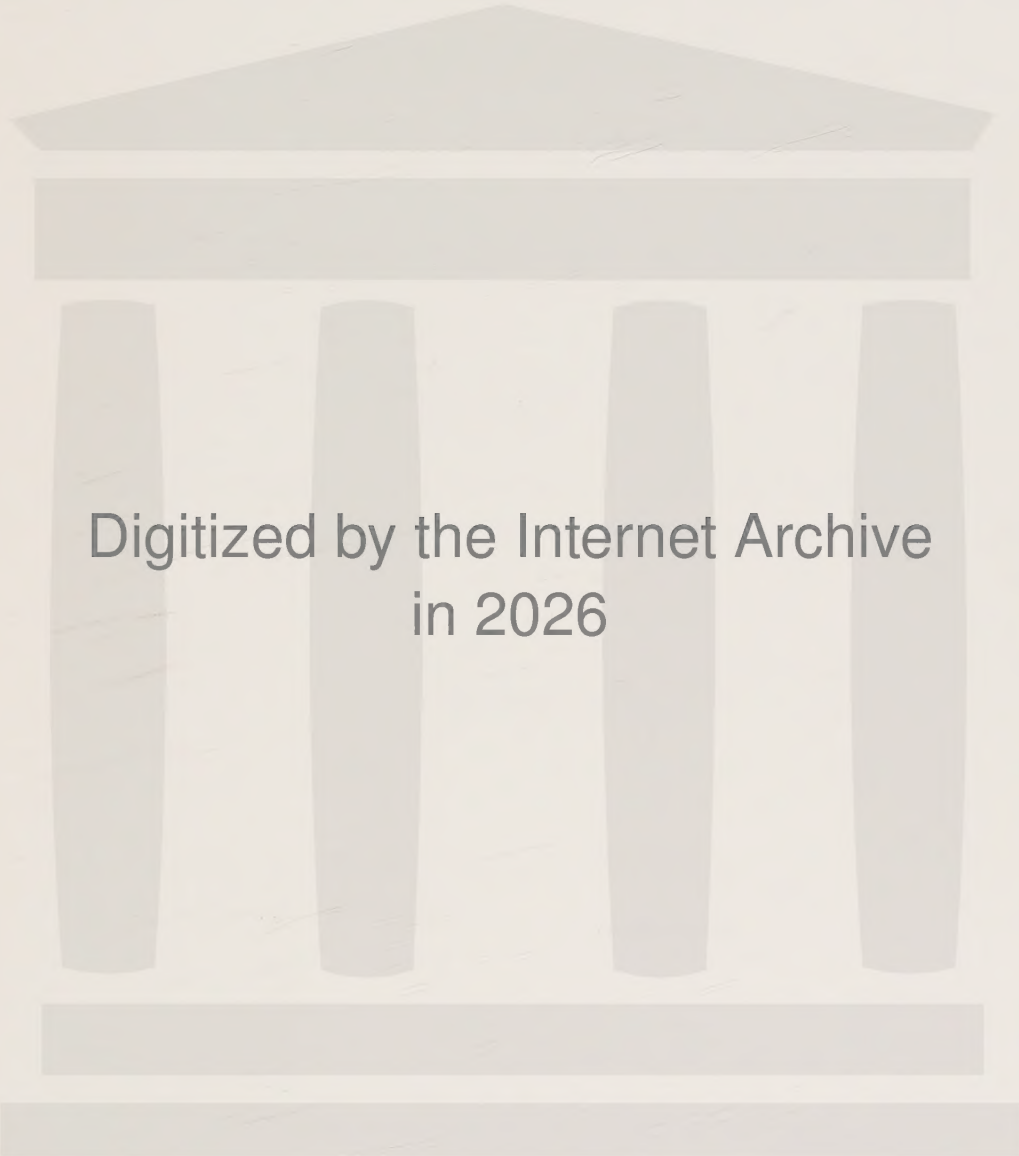
par

Jean-Paul TRILLES

JURY :	M ^{me} G. VERNET	Présidente
	M ^{lle} O. TUZET	} Assesseurs
	M. L. EUZET	

M. J.-J. LEGRAND, professeur à la Faculté des Sciences de Poitiers	} Invités
M. A. VEILLET, professeur à la Faculté des Sciences de Nancy	

1968



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547420_0005

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

FACULTÉ DES SCIENCES

RECHERCHES SUR LES ISOPODES CYMOTHOIDAE DES COTES FRANÇAISES

Volume II : BIOLOGIE GÉNÉRALE et SEXUALITÉ

THÈSE

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier
pour obtenir le grade de Docteur ès sciences naturelles

par

Jean-Paul TRILLES

JURY :	M ^{me} G. VERNET	Présidente
	M ^{lle} O. TUZET	} Assesseurs
	M. L. EUZET	

M. J.-J. LEGRAND, professeur à la Faculté des Sciences de Poitiers	} Invités
M. A. VEILLET, professeur à la Faculté des Sciences de Nancy	

1968

RECHERCHES SUR LES ISOPODES CYMOTHOIDAE

DES

COTES FRANCAISES.

III)-BIOLOGIE GENERALE & SEXUALITE.

.../...

- A V A N T - P R O P O S -
=====

- Dans cette dernière partie de notre travail, nous avons principalement envisagé une étude de la biologie générale des Cymothoidae. On sait que ces animaux sont essentiellement caractérisés par un hermaphrodisme protandrique fonctionnel. Par là même, les problèmes qui se posent à leur sujet sont nombreux et c'est dire également, que l'ensemble des recherches exposées dans cette troisième partie appartient principalement au domaine de la sexualité et de la reproduction.

Plusieurs domaines de recherches ont été respectivement considérés :

-Un premier nous a permis de préciser certains points du cycle de reproduction chez ces animaux : période de reproduction, ponte, incubation, fécondité, etc.....

-Dans une deuxième partie, nous nous sommes efforcés de préciser les modalités des cycles sexuels de ces parasites. Nous rappelons que ces derniers appartiennent à cinq genres distincts : Emetha Schioedte et Meinert, Meinertia Stebbing, Mothocya Costa, Anilocra Leach et Nerocila Leach.

-Dans une dernière partie, nous avons plus particulièrement envisagé les questions ayant trait à la différenciation du sexe et à son déterminisme. En particulier sont explicités les résultats que nous avons obtenus en étudiant la Glande Androgène chez ces animaux et les problèmes qui lui sont liés ; le développement, l'évolution, la physiologie de cette glande seront envisagés, ainsi que le déterminisme de la sécrétion hormonale.

PREMIERE PARTIE :
=====

GENERALITES.

.../...

I)-HISTORIQUE : Rappel succinct des travaux antérieurs.

Les Cymothoidae sont des Isopodes qui présentent un hermaphroditisme protérandrique fonctionnel.

C'est en 1876 que BULLAR, pour la première fois, indiqua que les Isopodes parasites de poissons, appartenant aux genres Cymothoa, Nerocila et Anilocra, et par la même à la famille des Cymothoidae, sont des hermaphrodites protandres. Par la suite, MOSELEY (1877) contesta les résultats de BULLAR, mais sans examiner les Crustacés en question. Il s'ensuivit une série de discussions (BULLAR, 1877 - MOSELEY, 1877). Les observations de BULLAR et les affirmations de l'auteur devaient cependant être confirmés en 1879 par MAYER qui démontra indubitablement l'existence de l'hermaphroditisme protérandrique chez les Cymothoidae.

A la suite de la découverte de BULLAR et de MAYER, cette particularité biologique de ces Isopodes est restée longtemps dans l'oubli, puisqu'il faut attendre 1941 et les recherches de MONTALENTI pour que ce problème soit à nouveau abordé. L'auteur a porté principalement son attention sur les changements anatomiques et cytologiques accompagnant l'inversion sexuelle chez Anilocra physodes (L.) et Emetha Andouinii (Milne Edwards). Cette étude est complétée par une étude statistique portant sur 525 Anilocres dont 345 appartiennent à la Collection de la Station Zoologique de Naples. Toutefois, malgré cette hétérogénéité du lot examiné, les recherches entreprises ont permis à MONTALENTI d'admettre, chez ces parasites, l'existence de huit stades successifs au cours du cycle sexuel.

Par la suite, peu de chercheurs se sont intéressés à l'étude de cet aspect important de la Biologie des Cymothoadiens, ce qui paraît d'ailleurs lié à la carence, que nous avons déjà signalée, des études ayant trait à ces animaux. Nous pouvons résumer les principales recherches effectuées dans ce sens, de la façon suivante :

En 1952, LEGRAND publie une étude biologique des Anilocres de Roscoff. Il s'agit, comme nous l'avons déjà précisé, d'individus appartenant à l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards. Précédée de quelques notes biologiques sur ces Anilocres, une étude de la croissance de ces ani-

maux permet à l'auteur de distinguer, à la suite des résultats de MONTALENTI (1941), plusieurs stades ou étapes successives au cours du cycle sexuel, stades qui ne diffèrent d'ailleurs pas sensiblement de ceux définis par MONTALENTI. Cette étude principalement statistique a été effectuée à partir de deux lots relativement homogènes d'individus parasitant des poissons Labridae ; Le premier comprenait 120 parasites récoltés fin juillet 1949, le deuxième 346 Anilocres récoltés en septembre 1949.

BOWMAN publie en 1960 quelques notes sur la Biologie de Lironeca puhii Bowman, parasite de Gymnothorax eurostus (Abbott) des Iles Hawai.

En 1965, SZIDAT effectue des recherches sur "le cycle de développement de Meinertia gaudichaudii (Milne Edwards)", mais les résultats explicités par l'auteur dénotent une connaissance imparfaite, et sur de nombreux points, de la Biologie des Cymothoidae.

A la suite de la découverte par BALESDENT-MARQUET (1958) d'une glande Androgène chez Asellus aquaticus L., cette glande fut recherchée et décrite chez les Cymothoidae et tout d'abord, chez "Meinertia oestroides" (incertae sedis) par BONNENFANT (1961) et Anilocra physodes (L.) par REMY et VEILLET, à la même date. Elle fut également étudiée chez Anilocra frontalis Milne Edwards par LEGRAND et JUCHAULT (1961 - 1962) et JUCHAULT (1966).

En outre, remarquons, que la publication des résultats de nos recherches a été précédée de la publication de plusieurs notes préliminaires (TRILLES, 1962, 1963, 1964).

II) MATERIEL & TECHNIQUES :

A) Espèces étudiées :

Les espèces étudiées ont déjà été décrites dans la première partie de notre travail ; Rappelons qu'il s'agit des espèces :

.../...

* Partie systématique : deuxième sujet.

- Emetha Audouinii (Milne Edwards)
- Meinertia parallela (Otto)
- Meinertia oestroides (Risso)
- Mothocya epimerica Costa
- Anilocra physodes (L.)
- Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Tous ces parasites ont été récoltés en Méditerranée et dans l'Etang de Thau. Le choix des espèces étudiées a été dicté par les mêmes impératifs que ceux qui nous ont guidé pour nos recherches écologiques et bionomiques, impératifs auxquels il convient d'ajouter que le choix des mêmes parasites, à la fois pour les études de parasitisme et de biologie générale, nous permettait d'entreprendre ces dernières sur des bases solidement établies.

B) Méthodes d'étude :

I) Elevages :

a- Les stades larvaires :

Ils ont été étudiés soit sur des lots d'individus recueillis dans la nature ou dans le marsupium d'individus en phase sexuelle femelle gravides.

De nombreux élevages ont également été effectués au laboratoire dans de petits cristallisoirs remplis d'eau de mer renouvelée tous les jours, ou dans des aquariums de 80 litres de contenance.

En particulier, ceci nous a permis de suivre le développement de ces parasites depuis le stade oeuf jusqu'au stade IV.

b- Les stades Post-larvaires :

L'étude des individus à partir du stade IV (LEGRAND, 1952) a été effectuée sur des lots d'animaux recueillis dans la nature. Toutes les fois que cela a été nécessaire, et il faut bien le dire possible, nous avons également étudié des animaux mis en élevage. Ces parasites fixés sur des

poissons ont été élevés dans des aquariums de 80 litres de contenance avec courant continu d'eau de mer. Des élevages de parasites détachés des poissons hôtes ont également été parfois nécessaires.

Quoiqu'il en soit, chez les Cymothoidae, quand on étudie des espèces autres que celles appartenant à la catégorie écologique des parasites "externes", les élevages sont d'un moins grand intérêt, car pour la majorité des parasites, soit la localisation sur l'hôte, soit la fragilité des poissons, rendent ce moyen d'étude pratiquement inopérant. Pour Meinertia parallela (Otto) par exemple, qui vit spécifiquement dans la cavité buccale de la bogue commune, Box boops (L.), il est très difficile de suivre convenablement l'évolution des parasites "in situ" sur les hôtes, quoique nous ayons toujours réussi l'élevage des poissons. Pour Mothocya epimerica Costa, qui vit dans la cavité branchiale des poissons Atherinidae, le problème est sensiblement identique, mais encore compliqué par le fait que les hôtes sont extrêmement fragiles et meurent assez rapidement au laboratoire. Malgré plusieurs essais d'élevage dans de grandes cuves en béton de 2 à 4 m³ de contenance, nous n'avons pu conserver ces poissons pendant un temps suffisant pour que cette méthode soit rentable.

2)-Méthodes générales d'examen :

a-Observations dans la nature :

En ce qui concerne les observations "in natura", elles ont toujours été notées avec le plus grand soin au moment de la récolte et ceci, en même temps que certaines observations concernant l'écologie de ces parasites.

b-Observations au laboratoire :

Les observations au laboratoire ont été réalisées, en plus des animaux en élevage, à partir d'animaux vivants ou morts, et conservés dans l'alcool à 70° ou le Bouin Hollande dans de petits tubes individuels.

-Méthodes de mesure :

Plusieurs méthodes ont été retenues suivant les variables étudiées :

-En ce qui concerne la longueur totale du corps (longueur de référence utilisée dans la majorité des cas), la largeur du péréion, la longueur du péréion etc..., les exemplaires ont été mesurés à l'aide d'une règle à mesurer graduée au 1/2 millimètre et d'un compas à pointe sèche. Au cours de la mesure, l'individu doit être appliqué contre une surface très plane. Cette technique constitue une légère variante à la méthode employée par LEGRAND (1952), mais elle n'a été principalement employée que pour les individus en phase sexuelle femelle.

-Toutes les autres mesures ont été effectuées, soit à la loupe binoculaire soit au microscope, à l'aide d'un oculaire micrométrique. Pour évaluer les dimensions réelles des variables, il faut établir, pour chaque objectif, la valeur en microns d'une division de l'échelle. Cette valeur est appelée coefficient micrométrique. L'étalonnage du micromètre oculaire se fait à l'aide d'un micromètre objectif. On obtient la dimension réelle en multipliant le nombre de divisions correspondantes du micromètre oculaire par le coefficient micrométrique de l'objectif employé.

En ce qui concerne en particulier les appendices, les mesures ont été effectuées à partir de montages entre lame et lamelle dans l'alcool à 70 ° ou la gélatine glycinée.

N.B.=Dans tous les cas, les animaux endommagés n'ont pas été considérés.

-Méthodes de représentation graphique :

Pour la représentation graphique des résultats, trois méthodes ont été principalement retenues :

- La construction d'histogrammes et de diagrammes.
- L'établissement de tableaux de corrélation.
- La construction de graphiques ou de courbes de régression en coordonnées logarithmiques. Dans la plupart des cas, ils sont accompagnés des graphiques de dispersion correspondants.

-Techniques de dissection :

Les différentes espèces étudiées ont été le plus souvent disséquées à l'état frais. Après ouverture des animaux, aux ciseaux de Wecker, du côté ventral, la dissection est poursuivie avec de fines brucelles d'horloger, dans l'eau de mer.

.../...

-Montages in toto, coupes histologiques s rie es :

-La m thode des montages in toto a surtout  t  retenue dans l' tude des gonades.

Nous avons utilis  l'alcool butylique normal comme interm diaire entre l'alcool   90  et le baume du Canada. Les pr parations ont  t  color es g n ralement au carmin ac tique. Pour les pi ces du squelette externe, nous avons g n ralement utilis  la coloration   l'acide pyrogallique   1 % en solution alcoolique.

-En ce qui concerne les coupes histologiques s rie es, les pi ces anatomiques ou les animaux in toto ont  t  fix s   l'aide de fixateurs divers : Zenker, Petrunkevitch, Picroformol de Bouin, Bouin Hollande, Bouin Allen, Duboscq-Brasil, Carnoy.

Pour les inclusions d'animaux entiers, l'utilisation de l'alcool butylique normal comme solvant interm diaire entre l'alcool   90  ou 100  et la paraffine, suivant la technique  prouv e par CAZAL (1948), a  t  pr f r e   toute autre. En effet, l'alcool butylique durcit moins les Arthropodes que les autres alcools.

Plusieurs techniques de coloration ont  t   galement utilis es : Certaines permettent des recherches d'anatomie microscopique et d'histologie : Hemalun -acide de Mayer -Eosine, Glychemalun-Eosine, Hematoxyline de Regaud ou de Groat-Orange G, Mallory acide et Trichromique de Masson modifi  par Roure. Dans certains cas des techniques histologiques plus sp cifiques ont  t  retenues : H matoxyline chromique -phloxine de Gomori, Fuschine paraldehyde de Gabe, Vert de M thyle-pyronine et Mann-Dominici (M thode   l'Erythrosine et au bleu de toluidine).

-Techniques des greffes et des r sections d'organes :

Toutes les op rations, concernant des animaux marins, ont  t  effectu es dans de l'eau de mer filtr e.

Nous avons utilis  la m thode des greffes   la pince ou   la pipette, le greffon  tant introduit dans la cavit  g n rale du porte-greffe soit par un orifice d termin  par la r section de l'un des p r lopes de

la septième paire soit par un orifice dorsal pratiqué au niveau du cinquième péréionite.

-Dessins et photographies :

-Les dessins ont été effectués à l'aide de la chambre claire O.P.L. ou du tube à dessiner Wild.

-Les photographies ont été réalisées à l'aide d'un appareil Leica muni d'un dispositif reflex. Les photomicrographies ont été prises à l'aide d'un microscope Ortholux muni d'un dispositif Wild microphotoautomate.

- 0 -

.../...

DEUXIEME PARTIE :
=====

NOTES BIOLOGIQUES ET STATISTIQUES
=====

SUP
=====

LA REPRODUCTION DES CYMOTHOIDAE.
=====

- C H A P I T R E I -
=====

Les observations relatives à la reproduction des Cymothoidae sont très rares. On ignore encore par exemple, pour la grande majorité des espèces, mêmes les plus communes sur nos côtes, le cycle annuel de reproduction, le nombre de pontes et leur importance, pour ainsi dire à peu près tout de leur fécondité, etc...

C'est pour essayer de combler quelque peu cette lacune que nous avons étudié ces différents problèmes chez les six parasites retenus dans ce travail *.

I) - EPOQUE DE PONTE :

Cette question n'a pratiquement pas été abordée chez les Isopodes Cymothoidae. Seul Legrand (1952), dans son étude sur les Anilocres de Roscoff, signale que pour cette espèce la période optimale pour la reproduction s'étale de juillet à septembre, mais qu'il a également trouvé des femelles gravides à la fin d'avril et au début d'octobre. A la suite de ses observations, l'auteur émet l'hypothèse que la reproduction des Anilocres de Roscoff est certainement très étendue et englobe au moins trois saisons.

Pour les Cymothoidae que nous avons étudiés, les époques de reproduction sont variables et cela suivant que l'on s'adresse à l'un ou l'autre des cinq genres examinés. Toutefois, au sein de la famille, ces variations se ramènent toujours à deux cas principaux, parfaitement définis.

L'un correspond à certains parasites Cymothoidae qui sont susceptibles de se reproduire toute l'année ; l'autre à ceux qui possèdent une époque de ponte plus limitée et relativement bien définie.

A) - Reproduction annuelle :

Dans le premier groupe peuvent être rangées les espèces

* Une note préliminaire a déjà été publiée (Trilles, 1964).

suivantes : Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto),
et Meinertia oestroides (Risso). Rappelons qu'il s'agit de Cymothoadiens
"buccaux".

Pour ces trois parasites, nous avons trouvé toute l'année des
individus en phase sexuelle femelle gravides avec des oeufs, des embryons,
ou des Pulli dans la chambre marsupiale. Les résultats sont en tout point
superposables en ce qui concerne les trois espèces. A titre de référence,
nous précisons les résultats obtenus chez Emetha Audouinii (Milne Edwards)
et Meinertia parallela (Otto).

-En ce qui concerne la première espèce, l'époque de reproduction
qui s'étale durant toute l'année présente cependant une période optimale
correspondant aux trois mois de juin, juillet et Août. Pour ce parasite,
les pourcentages relatifs,

nombre de femelles gravides
nombre total de femelles examinées

obtenus pour chacun des mois de l'année, sont les suivants :

Janvier	: 25 %	:	Mai	: 78 %	:	Septembre	: 55 %
Février	: 34 %	:	Juin	: 97 %	:	Octobre	: 47 %
Mars	: 65 %	:	Juillet	: 90 %	:	Novembre	: 26 %
Avril	: 54 %	:	Août	: 92 %	:	Décembre	: 25 %

Ces résultats ont été obtenus à partir d'un lot global de 355 pontes.

En ce qui concerne l'espèce Meinertia parallela (Otto), les
résultats obtenus sont sensiblement homologues des précédents. L'époque de
reproduction s'étale également sur toute l'année, avec une période optima-
le correspondant aux trois mois : Juin, Juillet et Août.

Dans ce cas, les pourcentages relatifs obtenus pour une pério-
de de douze mois consécutifs sont les suivants :

Janvier	: 50 %	:	Mai	: 69 %	:	Septembre	: 55 %
Février	: 54 %	:	Juin	: 88 %	:	Octobre	: 45 %
Mars	: 61 %	:	Juillet	: 90 %	:	Novembre	: 37 %
Avril	: 60 %	:	Août	: 89 %	:	Décembre	: 30 %

Ils correspondent à un lot global de 258 femelles gravides.

-Les résultats obtenus chez les deux espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto) sont consignés dans les graphiques I et II. Ceux-ci, qui sont des histogrammes de fréquence, ont été dressés en disposant en abscisse les mois de l'année et en ordonnées les pourcentages relatifs obtenus dans le cas des individus en phase sexuelle femelle gravides.

B) - Reproduction limitée :

Au deuxième groupe, c'est à dire celui des parasites qui possèdent une période de reproduction bien définie et limitée, correspondent les espèces suivantes : Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbigny. Schioedte et Meinert.

Pour ces trois Cymothoadiens, l'époque de reproduction s'étale sensiblement du mois de Mai au mois de Septembre. Certaines années, et à l'occasion de températures plus clémentes, on peut encore trouver des individus en phase sexuelle femelle gravides au delà du mois de Septembre, mais il s'agit de fluctuations occasionnelles. Au contraire, du mois de Juin au mois d'Août, pratiquement toutes les femelles sont porteuses d'oeufs, d'embryons ou de Pulli dans leur marsupium. Ceci est, en particulier, très net dans le cas de l'espèce Anilocra physodes (L.).

C) - Conclusions :

Les résultats obtenus, qui sont en eux-mêmes suffisamment significatifs, amènent cependant une question. Quelle est la raison des différences existantes, de ce point de vue, entre les diverses espèces ?

Sans pouvoir raisonnablement estimer apporter une réponse définitive à ce problème, nous pouvons cependant constater que :

- Les différences sont liées, semble-t-il, à des différences écologiques des parasites et des poissons hôtes.

- Correspondance, d'une part, avec la biologie des poissons hôtes, car dans ce cas également deux groupes peuvent être distingués :

.../...

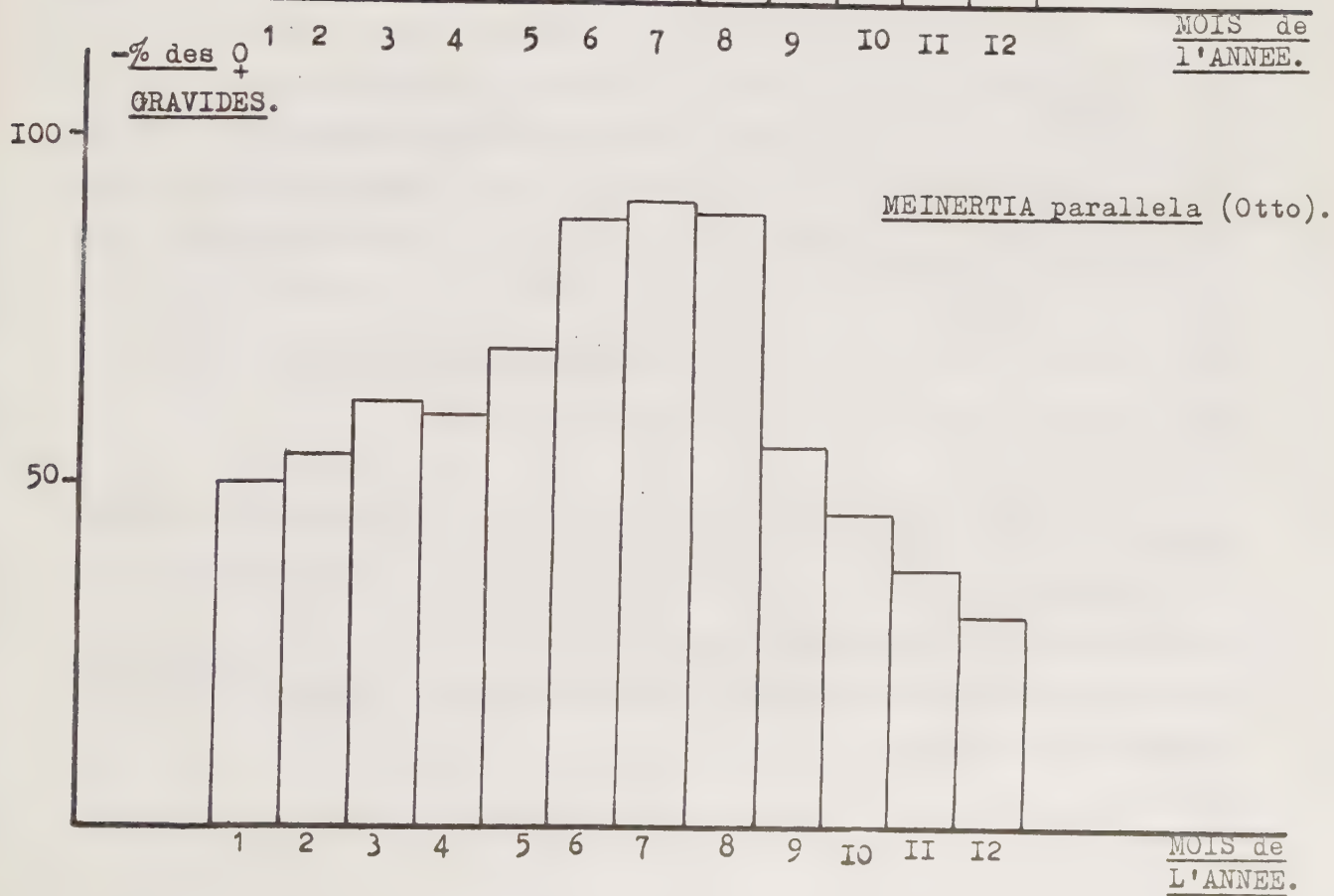
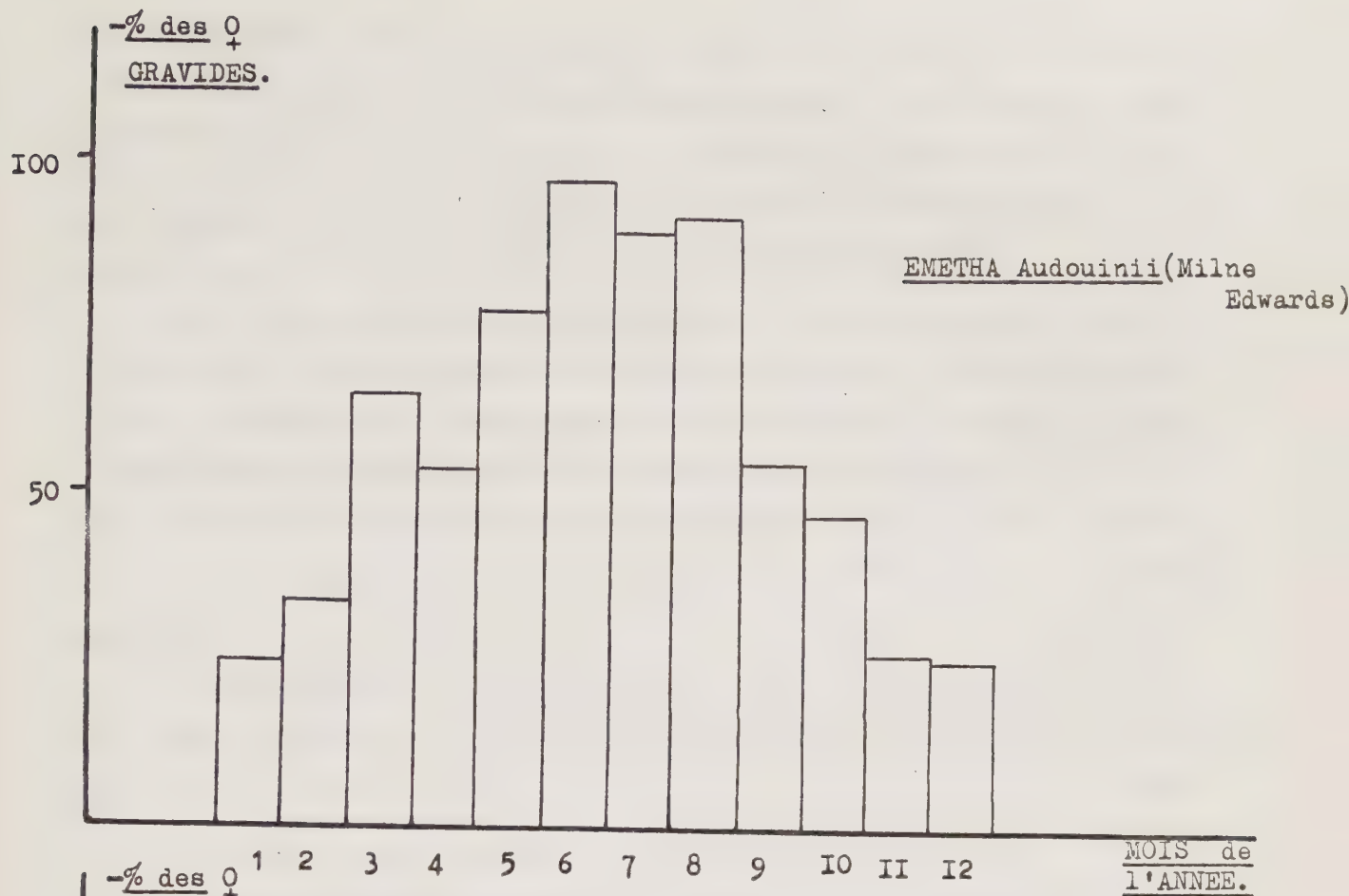
- G R A P H I Q U E S I e t I I .

Histogrammes de fréquences, suivant les mois de l'année, du pourcentage relatif des femelles gravides pour les deux espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto).

- En Abscisse : Les mois de l'Année.

- En Ordonnée : Les pourcentages relatifs obtenus,

$$\frac{\text{nombre de femelles gravides}}{\text{nombre total de femelles examinées.}}$$



Certains sont des poissons surtout littoraux, qui vivent essentiellement dans la zone côtière (Atherinidae et Mugilidae par exemple), où l'on sait que les variations de température de l'eau de mer, entre hiver et été plus particulièrement, sont très nettes. A ce groupe appartiennent les poissons parasités par Mothocya epimerica Costa et Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert par exemple. Les autres sont des Téléostéens qui ne vivent que temporairement dans cette zone. Par conséquent, ces derniers sont soumis à une influence moins nette des variations de température et il en est évidemment de même de leurs parasites. Par conséquent, les différences que nous avons constatées en ce qui concerne la reproduction des Cymothoidae paraissent plus ou moins liées à l'écologie des hôtes et par là même, aux variations de température de l'eau de mer principalement.

- Correspondance, d'autre part, avec l'écologie des parasites, puisque ceux qui peuvent se reproduire durant toute l'année sont essentiellement des parasites "buccaux", les autres étant des parasites "branchiaux" ou "de surface".

En effet, on peut relever une anomalie dans la concordance des caractères écologiques des poissons hôtes et de reproduction des parasites. Si on considère, le cas des poissons Centracanthidae et Sparidae, on sait que ceux-ci peuvent héberger des parasites du genre Emetha Schioedte et Meinert par exemple, et des parasites appartenant au genre Anilocra Leach. Les premiers peuvent se reproduire toute l'année, et les seconds pendant les mois de printemps et d'été. C'est ce qui nous amène à penser que les caractères écologiques des parasites doivent avoir une incidence plus ou moins nette sur leurs caractères de reproduction.

Il faut toutefois remarquer que l'espèce Anilocra physodes (L.) est avant tout une espèce côtière que nous avons récoltée en abondance sur les poissons pêchés à la senne de plage par exemple. Elle s'est avérée plus rare sur les poissons pêchés au chalut, alors que chez ces derniers prédominent les espèces appartenant aux genres Emetha Schioedte et Meinert et Meinertia Stebbing.

II) - FECUNDITE :

On sait que le nombre d'oeufs pondus par les Crustacés est en général très élevé et qu'il dépend, dans une espèce donnée, de la taille des femelles. Quant à dire même approximativement la quantité émise, on l'ignore pour la grande majorité des espèces.

La famille des Cymothoïdae ne fait pas exception à la règle et peu de détails sont connus actuellement pour ce groupe de parasites. Ainsi :

MONTALENTI (1941, 1948) indique, pour l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), le résultat obtenu à partir d'une seule femelle mesurant 18 millimètres. Cet individu portait 450 oeufs.

DE SCALZI (1941), pour la même espèce, indique un nombre d'oeufs égal à 690.

LEGRAND (1952), dans le cas des Anilocres de Roscoff, signale qu'il a dénombré de 250 à 350 oeufs par ponte en été et que les pontes d'automne sont moins importantes, inférieures à 100 oeufs.

Il convenait donc de reprendre cette question.

La technique de numération utilisée a été la suivante : Seules les pontes fraîchement émises ont été retenues ; les oeufs, une fois séparés des oostégites et sortis des chambres incubatrices, sont disposés dans une petite coupelle à fond plat avec quelques millimètres cubes d'eau de mer. Le comptage est effectué sous la loupe binoculaire.

A) - Résultats généraux :

Pour les six espèces retenues dans ce travail, les résultats que nous avons obtenus sont les suivants (Pour leur conférer plus d'homogénéité, ces résultats ne font état que des récoltes des mois d'été à reproduction optimale pour toutes les espèces):

- On doit d'abord remarquer que le nombre d'oeufs émis dans une ponte est variable suivant l'espèce à laquelle on s'adresse. Pour

.../...

chacun des Cymothoadiens étudiés, ce nombre varie entre les limites suivantes :

- . Emetha Audouinii (Milne Edwards) : de 50 à 700 oeufs par ponte.
- . Meinertia parallela (Otto) : de 80 à 560 oeufs par ponte.
- . Meinertia oestroides (Risso) : de 40 à 396 oeufs par ponte.
- . Mothocya epimerica Costa : de 80 à 230 oeufs par ponte.
- . Anilocra physodes (L.) : de 180 à 1600 oeufs par ponte.
- . Nerocila Orbigny Sch. & M. : de 120 à 350 oeufs par ponte.

De l'examen de ces premiers résultats, on peut se rendre compte que la fécondité globale chez les Cymothoadiens est variable suivant les espèces mais par là même, en relation étroite avec les tailles moyennes relatives de celles-ci. L'espèce la plus petite, Mothocya epimerica Costa, est également celle qui présente la fécondité la plus faible. Au contraire, les parasites les plus gros, qui appartiennent à l'espèce Anilocra physodes (L.), sont ceux qui possèdent la fécondité la plus élevée.

B) - Fécondité et taille des individus en phase sexuelle femelle
(Graphiques 1 à 6).

Dans chaque cas, le nombre d'oeufs émis dans une ponte est directement fonction de la taille des individus considérés ; La fécondité augmente régulièrement avec les dimensions des individus en phase sexuelle femelle gravides. Ce fait s'applique à chacune des espèces que nous avons étudiées.

- En ce qui concerne l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), si les plus petites femelles ovigères ne portent guère que 50 à 125 oeufs, les plus grosses, de l'ordre de 18 à 19 millimètres, peuvent en porter de 300 à 700.

- Chez Meinertia parallela (Otto), si aux plus petites femelles gravides, de 13 à 15 millimètres, correspondent des fécondités comprises entre 80 et 150, ce nombre s'accroît régulièrement et proportionnellement à la taille des individus, pour atteindre des fécondités comprises entre 450 et 560 oeufs, chez des femelles de 26 à 29 millimètres.

- Dans le cas de l'espèce Meinertia oestroides (Risso), les résultats sont sensiblement identiques. Pour des tailles inférieures des femelles gravides,

de 15 à 16 millimètres, les nombres d'oeufs observés varient de 40 à 100 et ces nombres s'accroissent régulièrement, ce qui fait que pour des femelles de 27 à 30 millimètres, ils peuvent atteindre des valeurs comprises entre 300 et 400 oeufs par poche marsupiale. Cette espèce se caractérise généralement par des pontes importantes et ce caractère paraît être en rapport avec la relative rareté de ce parasite.

- Pour les plus petites femelles ovigères, de cinq à six millimètres, de l'espèce Nothocya epimerica Costa, les numérations d'oeufs ont donné des valeurs oscillant entre 80 et 90 environ et ce nombre s'accroît pour atteindre des fécondités comprises entre 180 et 230 oeufs pour de relativement gros individus, de 8 à 10 millimètres.

- Dans le cas d'Anilocra physodes (L.), aux plus petites femelles ovigères, soit pour des tailles variant de 22 à 26 millimètres par exemple, correspondent des fécondités oscillant entre 180 et 220 oeufs par ponte, tandis que, pour les gros individus, ces nombres sont plus importants et atteignent, pour des parasites de 46 à 54 millimètres par exemple, des valeurs comprises entre 900 et 1500 oeufs.

- Pour Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, les variations de taille que nous avons observées en ce qui concerne les femelles gravides sont relativement peu étendues, mais cependant, dans ce cas également, on peut mettre en évidence une relation nette entre le nombre des oeufs par ponte et la taille des individus. Ces fécondités varient de 120 oeufs par ponte environ, pour des individus en phase sexuelle femelle mesurant approximativement 18 millimètres de longueur totale par exemple, à 170 ou 180 oeufs environ pour des individus de 20 millimètres.

Il est bien évident que pour chacune de ces espèces des variations quantitatives peuvent se montrer chez des individus d'une même classe.

C) - Variations saisonnières : Cas particulier des espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso). (Graphique 7).

Nous avons indiqué que les trois espèces, Emetha Audouinii

(Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso) peuvent se reproduire toute l'année, contrairement aux trois autres Cymothoadiens, Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert. Il était alors intéressant de rechercher s'il n'existe pas de variations saisonnières dans le nombre des oeufs émis, dans les cas des trois Cymothoadiens buccaux. Les pontes d'hiver, par exemple, sont-elles aussi importantes que les pontes d'été ?

Une étude effectuée dans ce sens nous a permis de remarquer que, durant les mois de Septembre à Février approximativement, les nombres des oeufs pondus par les individus en phase sexuelle femelle gravides, et ceci pour les trois parasites considérés, étaient inférieurs à ceux correspondant au mois de mars à août par exemple.

Si nous prenons comme exemple l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), et après avoir remarqué que les résultats correspondants sont sensiblement homologues de ceux obtenus chez les deux autres parasites, on observe :

que pour des tailles variant entre 10 et 14 millimètres de longueur totale, en ce qui concerne les parasites en phase sexuelle femelle gravides, les différences entre les fécondités d'hiver et d'été sont faibles ; Par contre, pour des tailles supérieures des femelles ovigères, soit de 15 à 20 millimètres, ces différences deviennent très nettes. La fécondité varie de 100 à 300 oeufs par ponte durant les mois d'automne et d'hiver ; ces variations sont comprises entre 150 et 700 oeufs durant les mois de printemps et d'été. (Graphique 7).

III)- TAILLE DES OEUFS :

On sait que la taille des oeufs chez les Crustacés est une constante spécifique qui, pour une espèce donnée, ne variera que dans de faibles limites. Il est cependant délicat d'indiquer des chiffres précis ; Aussi est-il préférable d'indiquer la taille modale ou mieux encore de figurer la courbe de fréquence.

Jusqu'à présent, seul MONTALENTI (1948) a essayé de préciser cette question chez les Cymothoidae, en indiquant des tailles d'oeufs pour plusieurs espèces de ces parasites. L'auteur, pour cinq espèces parmi celles que nous avons retenues, indique les tailles respectives suivantes :

1 - 1,2 x 0,8 - 0,9 pour Emetha Audouinii (Milne Edwards). 1,1 - 1,2 x 0,8 - 1 pour Meinertia parallela (Otto). 1,6 - 2,0 x 1,4 - 1,6 pour Meinertia oestroides (Risso). 0,85 - 0,9 x 0,7 pour Mothocya epimerica Costa. 1,30 - 1,40 x 1,04 - 1,15 pour Anilocra physodes (L.). En outre, MONTALENTI précise que les résultats précédents font état du plus grand et du plus petit diamètre des oeufs ; Il s'agit donc, assurément, d'oeufs qui ont déjà pour la plupart commencé leur développement.

Nous avons repris l'étude de cette question en ne considérant que les oeufs qui n'ont pas encore commencé leur développement et qui par conséquent sont sphériques. Les chiffres indiqués correspondent donc au seul diamètre existant à ce stade, et que nous avons mesuré à l'aide d'un microscope oculaire monté sur une loupe binoculaire. Nous avons construit des histogrammes de fréquences en portant pour chaque parasite, en abscisses, la taille des oeufs en millimètres, et en ordonnées, le nombre d'individus. (Histogrammes III, IV, V, VI, VII, et VIII).

Précisons, en outre, que les résultats obtenus l'ont été à partir de l'examen de lots respectifs comprenant :

43 pontes pour Emetha Audouinii (Milne Edwards), 45 pontes pour Meinertia parallela (Otto), 35 pontes pour Meinertia oestroides (Risso), 30 pontes pour Mothocya epimerica Costa, 48 pontes pour Anilocra physodes (L.), et 19 pontes pour Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.

Par le simple examen des résultats obtenus, on observe que la taille des oeufs chez les Cymothoidae varie suivant les espèces auxquelles on s'adresse et pour une même espèce, suivant les individus.

- GRAPHIQUES 1 & 2 :

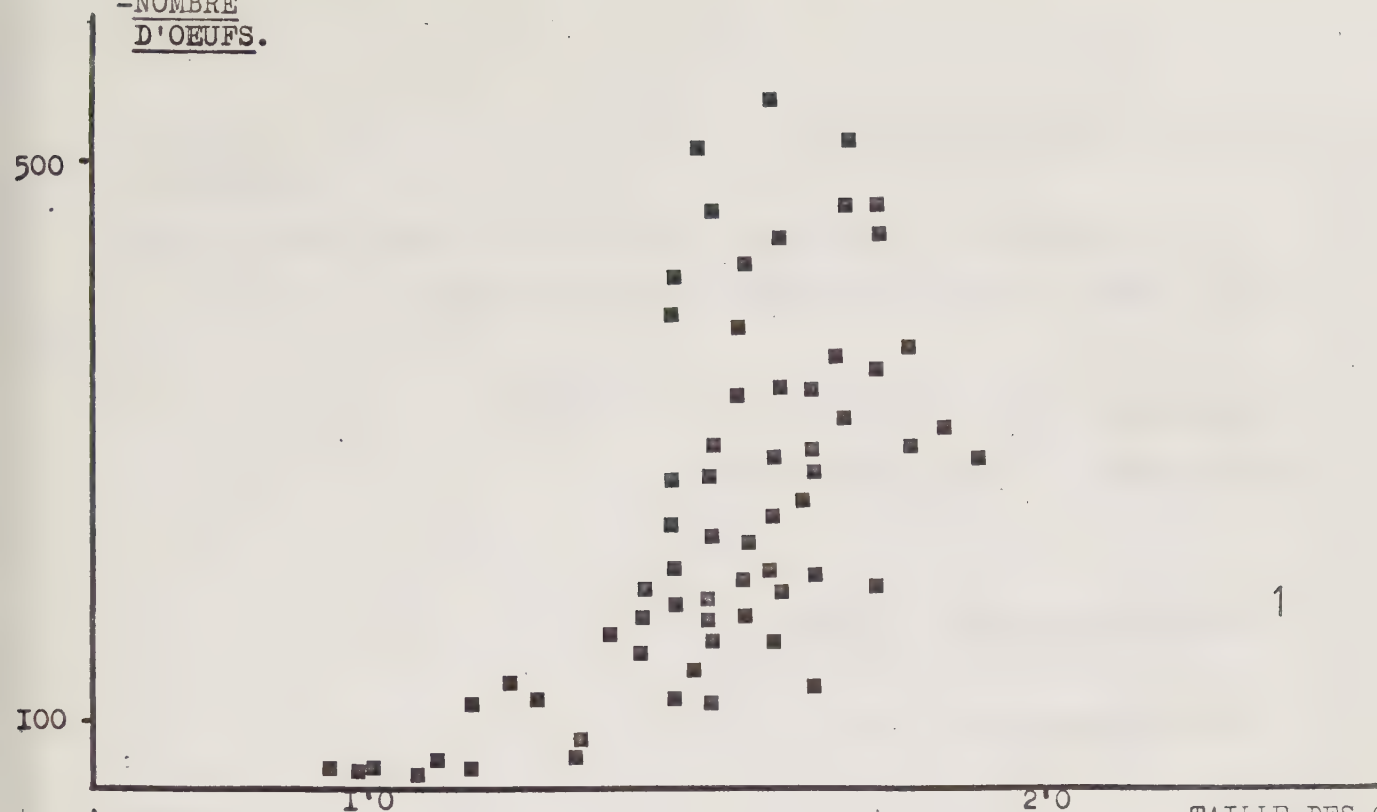
Graphique de corrélation entre la taille des individus en phase sexuelle femelle ovigères et le nombre d'oeufs par ponte.

- En Abscisses : La taille des femelles ovigères.
- En Ordonnées : Les nombres d'oeufs.

1) - Emetha Audouinii (Milne Edwards).

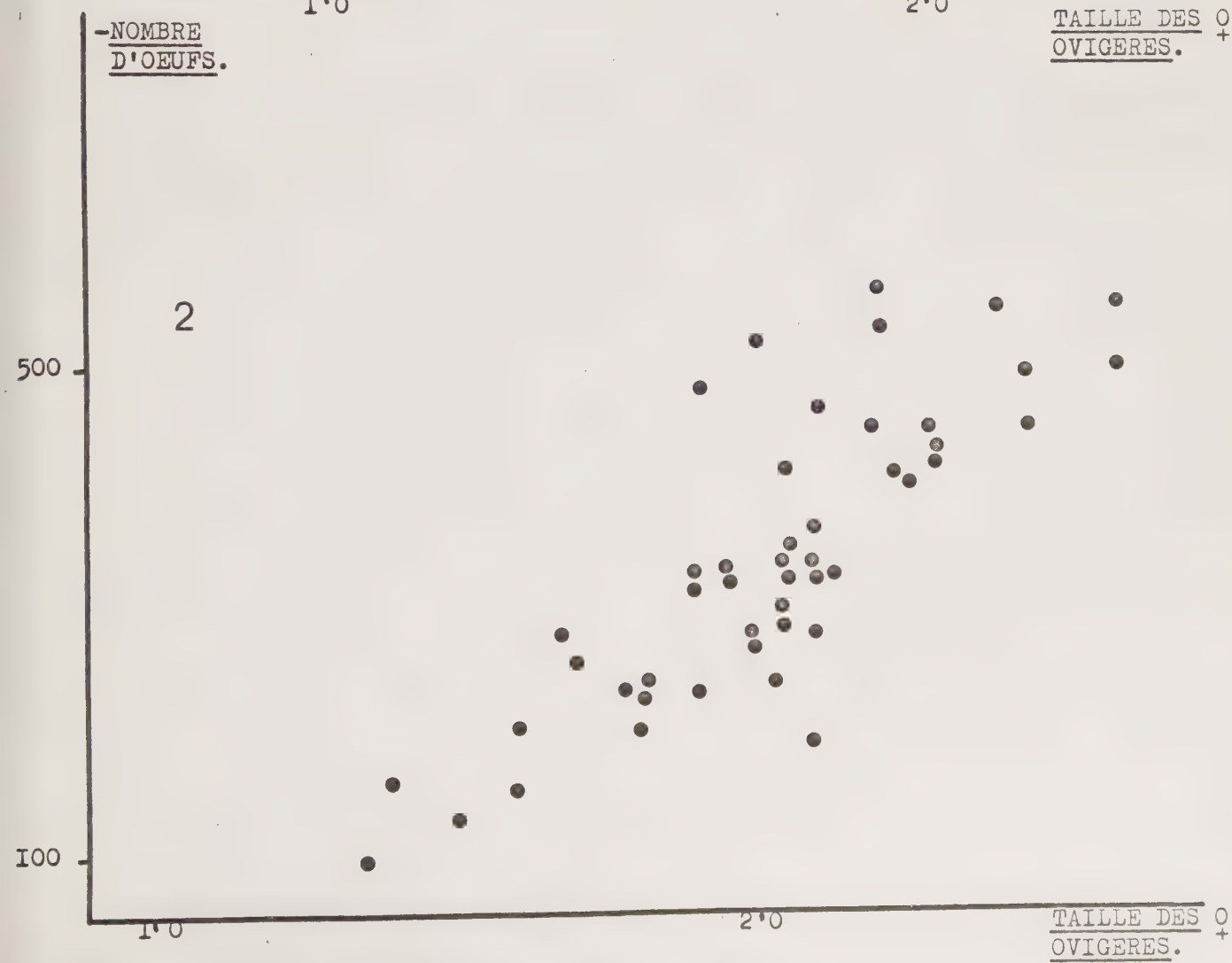
2) - Meinertia parallela (Otto).

-NOMBRE
D'OEUFs.



-NOMBRE
D'OEUFs.

TAILLE DES O
OVIGERES.



- GRAPHIQUES 3 & 4 :

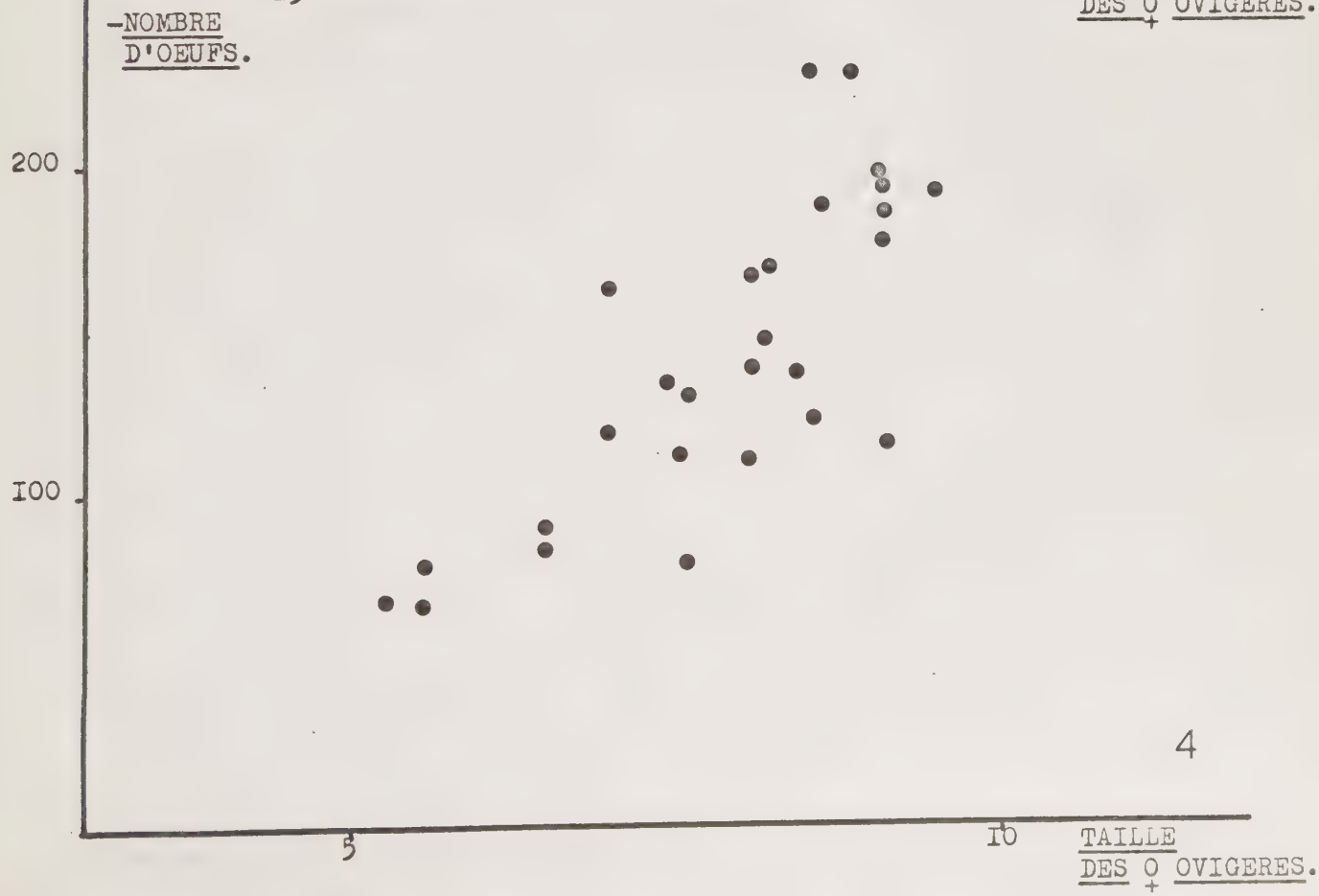
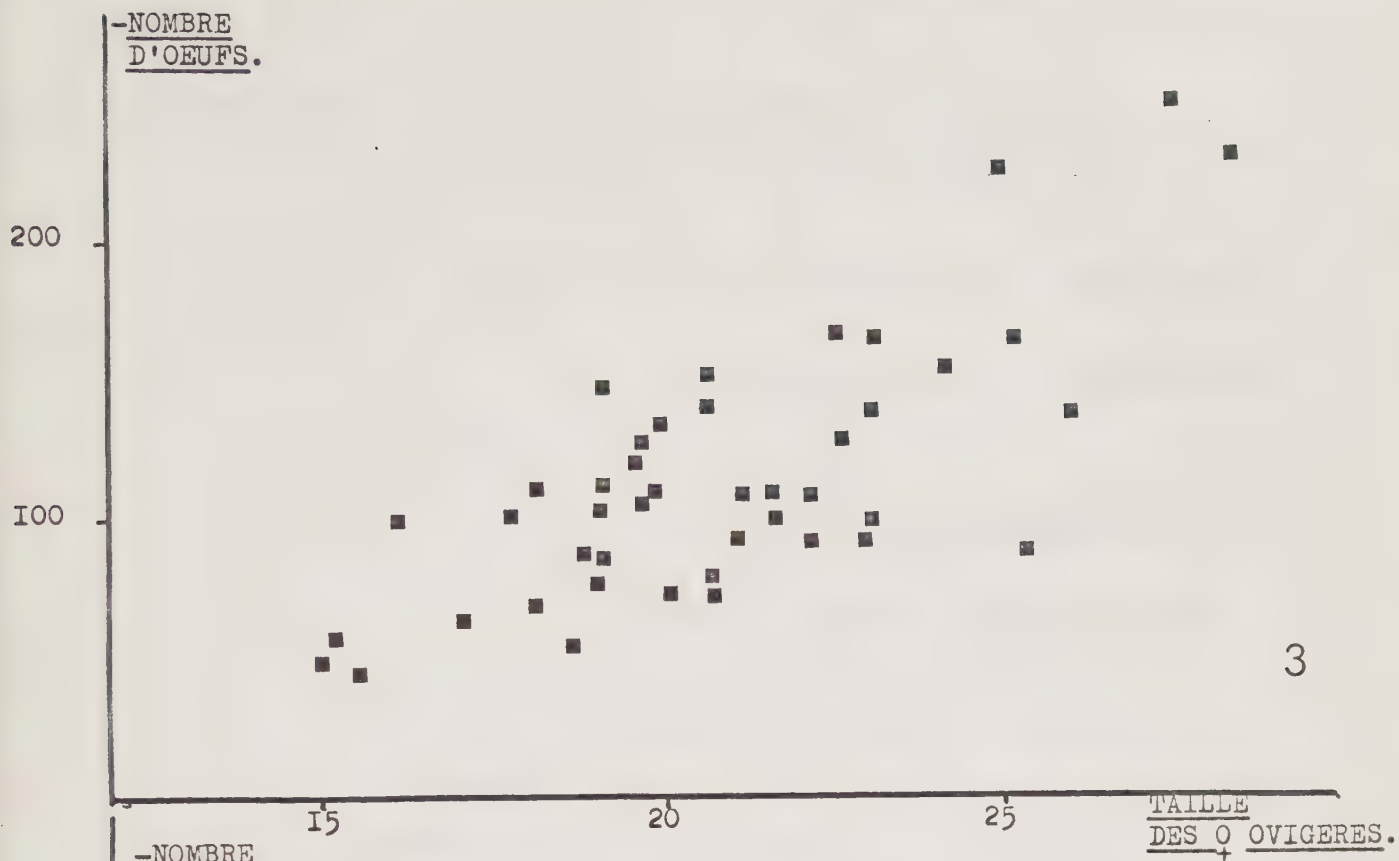
Graphiques de corrélation entre la taille des individus en phase sexuelle femelle ovigères et le nombre d'oeufs par ponte.

- En Abscisses : La taille des femelles ovigères.

- En Ordonnées : Les nombre d'oeufs.

3) - Meinertia oestroides (Risso).

4) - Mothocya epimerica Costa.



- GRAPHIQUES 5 & 6 :

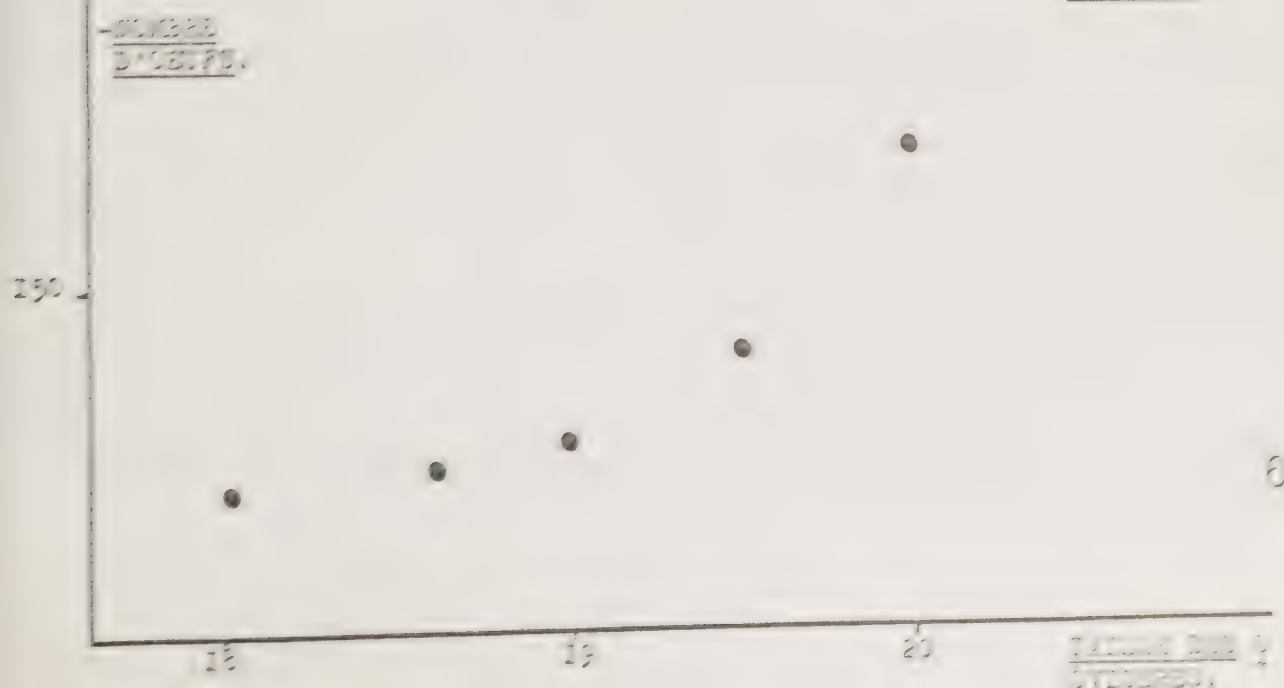
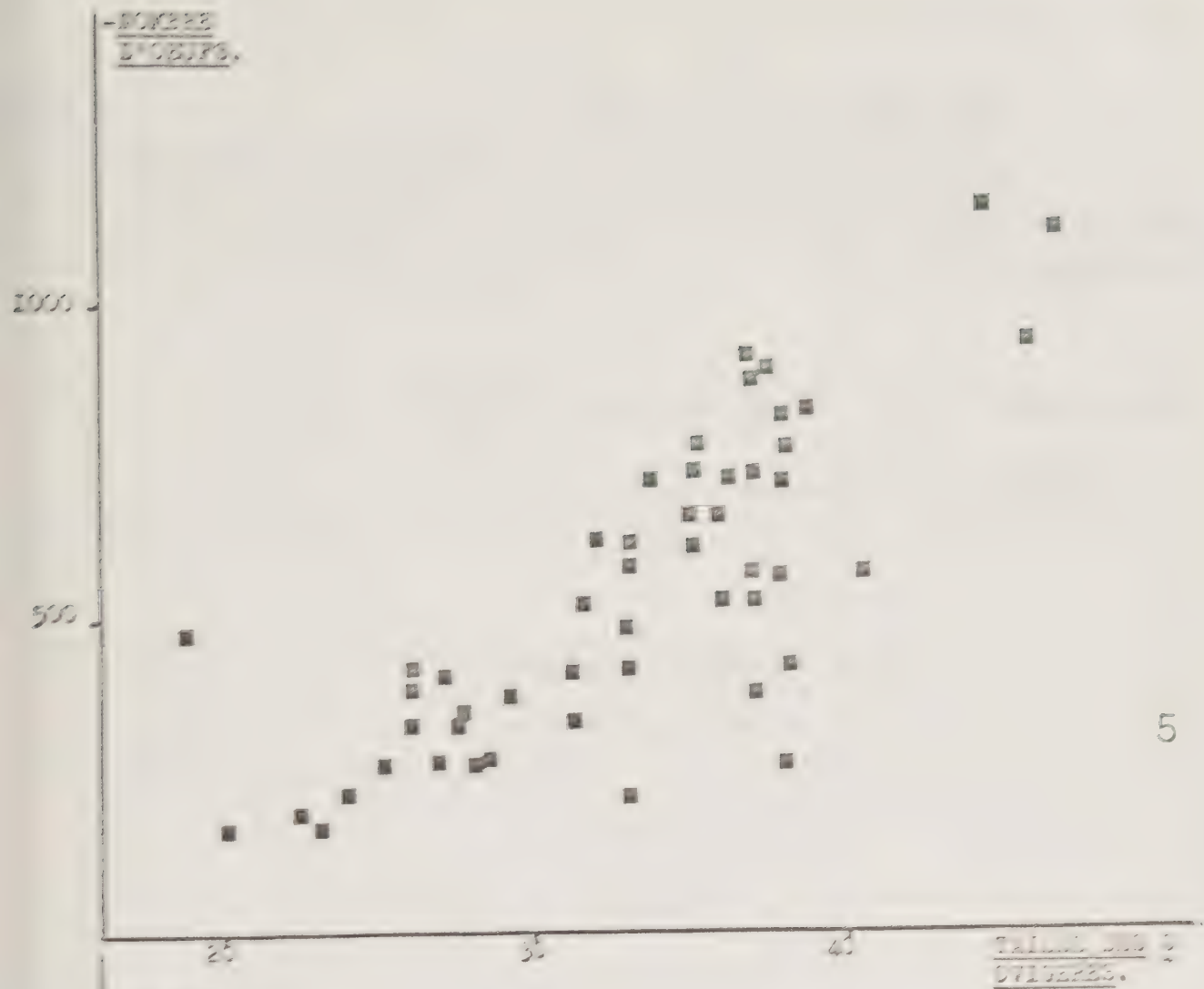
Graphiques de corrélation entre la taille des individus en phase sexuelle femelle ovigères et le nombre d'oeufs par ponte.

- En Abscisses : La taille des femelles ovigères.

- En Ordonnées : Les nombres d'oeufs.

5) - Anilocra physodes (L.)

6) - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.



- GRAPHIQUE 7 :

Emetha Audouinii (Milne Edwards).

Graphique de corrélation entre la taille des individus en phase sexuelle femelle gravides et les nombres d'oeufs correspondants, en fonction de la saison.

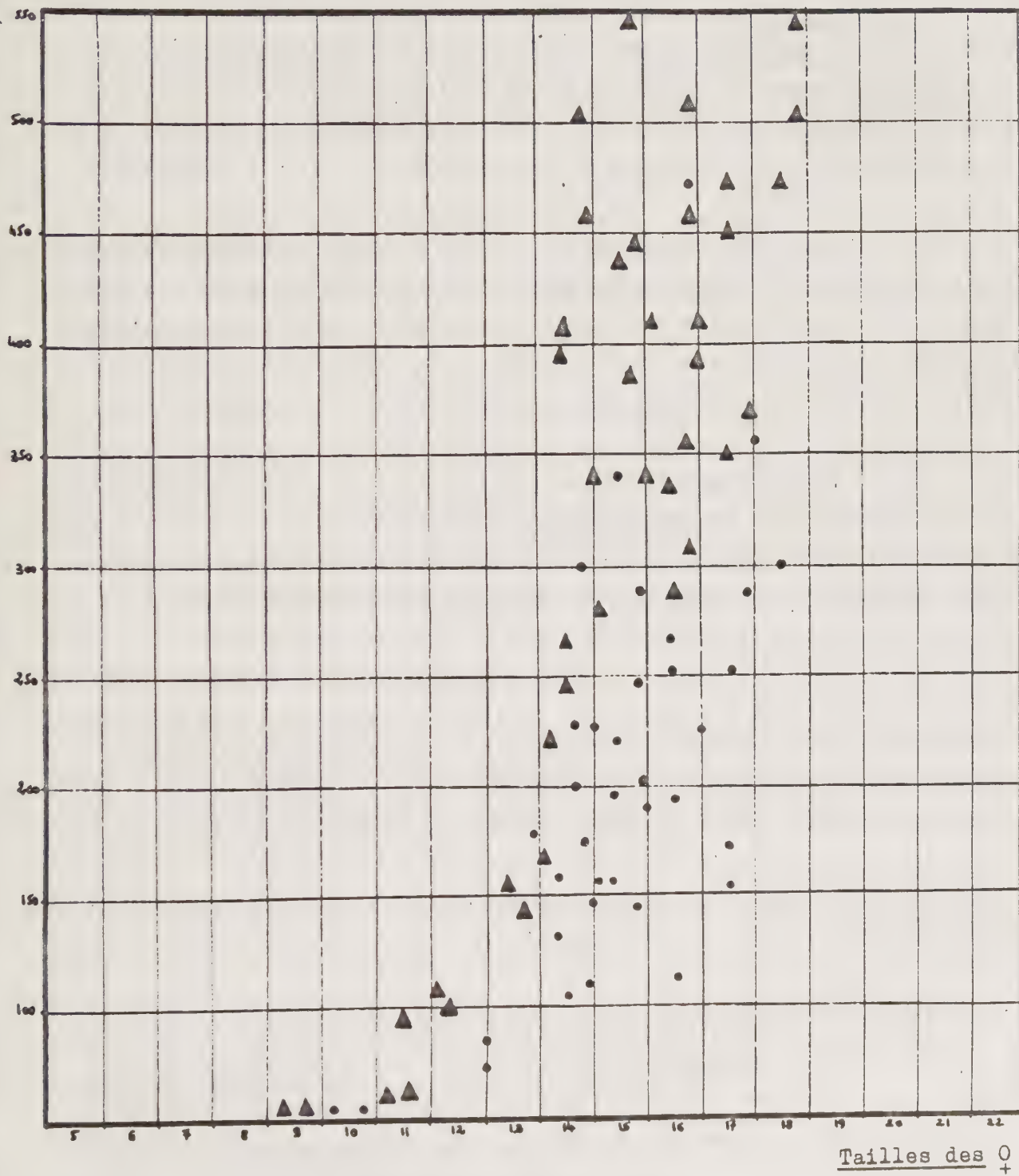
- En Abscisses : Les tailles des femelles gravides.

- En Ordonnées : Les nombres d'oeufs.

: Pontes d'automne et d'hiver.

: Pontes de printemps et d'été.

fécondité.



Les variations dans la taille des oeufs sont respectivement comprises :

pour Emetha Audouinii (Milne Edwards) entre 0,8 et 1,8 millimètres.

pour Meinertia parallela (Otto) entre 0,9 et 1,8 millimètres.

pour Meinertia oestroides (Risso) entre 1,4 et 2,2 millimètres.

pour Mothocya epimerica Costa entre 0,65 et 1 millimètre.

pour Anilocra physodes (L.) entre 1,2 et 2,1 millimètres.

pour Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert entre 1,1 et 1,6 millimètres.

Malgré ces variations on constate que deux parasites, Meinertia oestroides (Risso) et Anilocra physodes (L.) possèdent des oeufs qui peuvent atteindre des tailles relativement importantes ; Une espèce, Mothocya epimerica Costa, possède au contraire des oeufs relativement petits. Les tailles moyennes des oeufs des trois autres espèces sont intermédiaires.

A la suite des variations constatées dans l'évaluation de la taille des oeufs chez les différentes espèces retenues, une question vient à l'esprit : les tailles des oeufs seraient-elles en rapport avec leur nombre et par voie de conséquence, avec la taille des animaux gravides ?

C'est pour essayer de préciser cette question que nous avons dressé les graphiques IX, X, XI, XII et XIII. En abscisses, nous avons porté les tailles des oeufs et en ordonnée, les fécondités correspondantes. L'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert n'a pas pu être prise en considération étant donné le nombre restreint d'observations effectuées.

De l'examen des graphiques obtenus nous pouvons, semble-t-il, faire ressortir certains faits intéressants :

- Dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), et il paraît en être de même chez Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso), la taille des oeufs est (plus ou moins étroitement) inversement proportionnelle à leur nombre. En général, plus le nombre des oeufs dans une ponte est important et plus les oeufs sont petits.

- Chez Mothocya epimerica Costa, il semble que nous soyons en présence du fait inverse. Dans ce deuxième cas, nous avons constaté que la taille des oeufs croît (d'une façon très faible cependant, les variations étant très peu étendues) proportionnellement à leur nombre.
- Chez Anilocra physodes (L.) enfin, nous n'avons pû mettre en évidence l'existence d'une relation nette entre le nombre et la taille des oeufs émis, dans une ponte considérée.

S'il y a lieu d'essayer d'apporter une explication à ces différences, nous pouvons indiquer qu'elles s'expliquent aisément, semble-t-il, quand on considère les variations de taille possibles des femelles ovigères, pour chacune de ces différentes espèces, et la morphologie de leur marsupium. Ainsi :

- Nous avons remarqué que trois parasites, Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso), présentent un rapport inversement proportionnel entre la taille des oeufs et leur nombre, dans une même ponte. Or ce sont les Cymothoidae qui présentent des variations relativement peu étendues dans les tailles des femelles ovigères et des poches marsupiales. Dans ces conditions, si les pontes deviennent beaucoup plus importantes, les oeufs doivent nécessairement être de taille plus réduite.
- Chez Mothocya epimerica Costa, les variations de taille des individus en phase sexuelle femelle sont peu étendues, mais les poches marsupiales peuvent se distendre énormément et prendre un développement relativement considérable. Il s'agit là de l'une des caractéristiques morphologiques et physiologiques les plus remarquables de ces parasites, durant la phase femelle. D'autre part, les variations dans le nombre d'oeufs émis par ponte sont faibles et rien ne paraît, par conséquent, s'opposer, à priori, à ce qu'ils soient légèrement plus gros quand les pontes deviennent plus importantes, ce qui est en particulier lié, comme nous l'avons précisé, à la taille des individus en phase sexuelle femelle.
- Chez Anilocra physodes (L.) au contraire, les variations dans le nombre des oeufs émis sont énormes et nous avons remarqué que leurs tailles n'é-

.../...

- G R A P H I Q U E S III, IV, V, VI, VII et VIII :
=====

Histogrammes de fréquence des tailles d'oeufs.

- En Abscisses : Les tailles des oeufs.

- En Ordonnées : Les fréquences.

A) - Emetha Audouinii (Milne Edwards).

B) - Meinertia parallela (Otto).

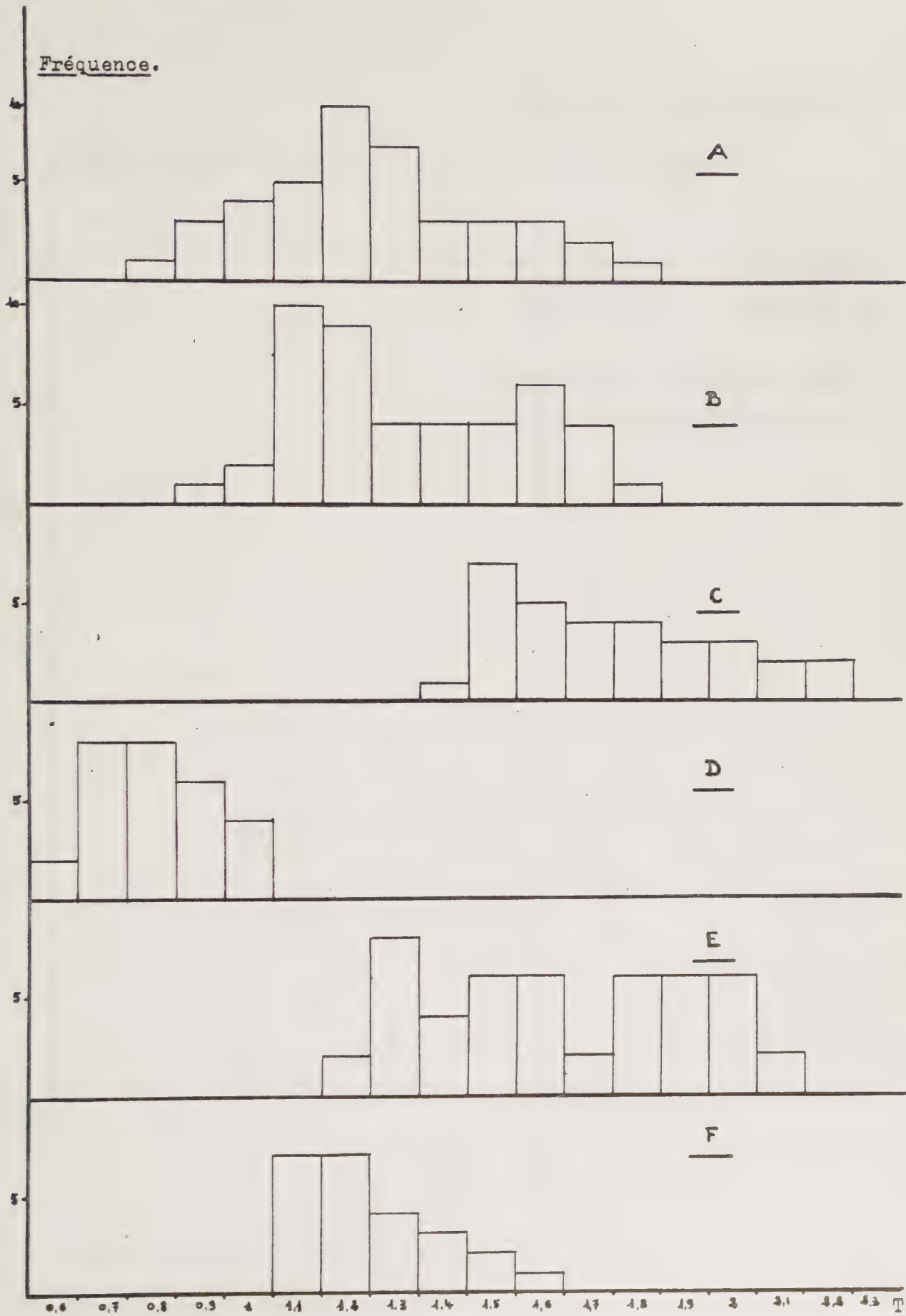
C) - Meinertia oestroides (Risso).

D) - Mothocya epimerica Costa.

E) - Anilocra physodes (L.).

F) - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Fréquence.



Tailles
des Oeufs.

- G R A P H I Q U E S 8 & 9 :

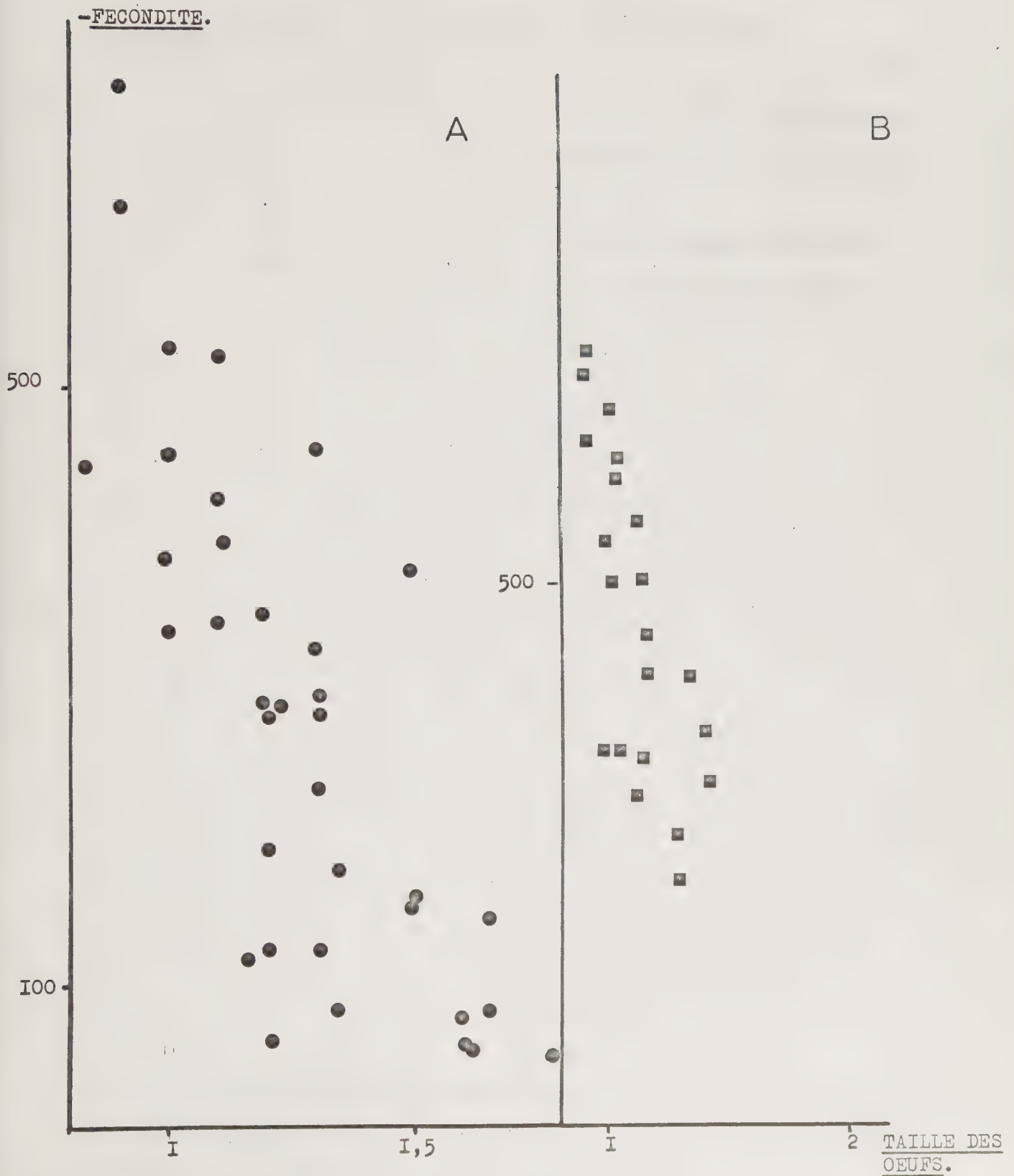
Graphique de corrélation entre la taille des oeufs et les fécondités.

- En Abscisses : Les tailles des oeufs.

- En Ordonnées : Les fécondités.

A) - Emetha Audouinii (Milne Edwards).

B) - Meinertia parallela (Otto).



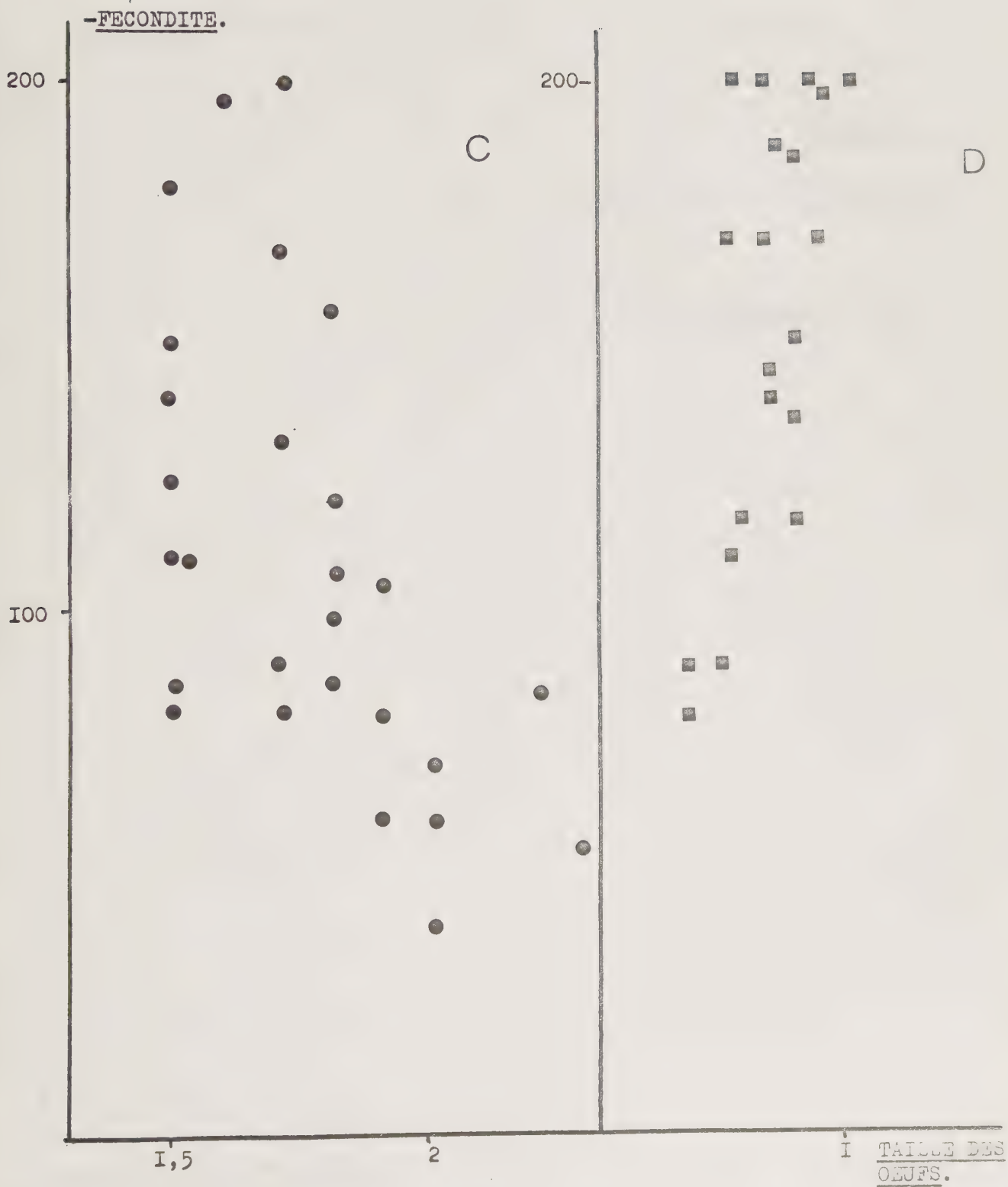
- G R A P H I Q U E S 10 & 11 :

Graphique de corrélation entre la taille des oeufs et les fécondités.

- En Abscisses : Les tailles des oeufs.
- En Ordonnées : Les fécondités.

C) - Meinertia oestroides (Risso).

D) - Mothocya epimerica Costa.



- GRAPHIQUE 12 :

Graphique de corrélation entre la taille des oeufs et les fécondités.

- En Abscisses : Les tailles des oeufs.

- En Ordonnées : Les fécondités.

E) - Anilocra physodes (L.)



taient pas liées étroitement à leur nombre.

Or, les individus en phase sexuelle femelle de cette espèce présentent des variations énormes dans leurs tailles respectives. Par conséquent, ceci doit permettre l'émission, dans certains cas, d'oeufs beaucoup plus nombreux, mais qui peuvent être de taille sensiblement équivalente à celle des oeufs de pontes moins importantes.

IV) - TAILLE DES INDIVIDUS EN PHASE SEXUELLE FEMELLE OVIGÈRES :

Il était intéressant de rechercher, pour chacun de ces parasites, à partir de quelles tailles les individus en phase sexuelle femelle sont susceptibles d'être ovigères. Des recherches dans ce sens ont été poursuivies à partir de lots d'importance variable comprenant respectivement :

- 358 individus en phase femelle ovigères pour Fmetha Audouinii (Milne Edwards).
- 170 individus en phase femelle ovigères pour Meinertia parallela (Otto).
- 144 individus en phase femelle ovigères pour Meinertia oestroides (Risso).
- 90 individus en phase femelle ovigères pour Nothocya epimerica Costa.
- 582 individus en phase femelle ovigères pour Anilocra physodes (L.)
- 127 individus en phase femelle ovigères pour Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Les résultats obtenus sont consignés dans les tableaux 1,2,3, 4,5 et 6, et dans les histogrammes de fréquence IX, X, XI, XII, XIII et XIV.

T A B L E A U I.

Fmetha Audouinii (Milne Edwards) : Fréquence, suivant la taille des individus femelles, des animaux ovigères.

Taille des	:												:	TOTAL
femelles	:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	:	
ovigères en	:												:	
$\frac{m}{m}$	:												:	
Nombre	:	8	14	14	28	26	70	100	64	20	10	4	:	358

T A B L E A U V

Anilocra physodes (L.) : Fréquence, suivant la taille des individus femelles, des animaux ovigères.

Taille des femelles ovigères en m/m :	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	:	TOTAL
Nombre :	4	4				8	7	4	20	21	31	29	43	38	40	58	37	43	:	
Taille des femelles ovigères en m/m :	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49							:	
Nombre :	30	39	26	19	15	10	8	8	8	8	8	8							:	582

T A B L E A U VI

Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert : Fréquence, suivant la taille des individus femelles, des animaux ovigères.

Taille des femelles ovigères en m/m :	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	:	TOTAL
Nombre :	24	24	18	17	10	4	4	6	6		4	:	127

- Par conséquent, les résultats obtenus montrent que les individus en phase sexuelle femelle peuvent être ovigères à des tailles relativement faibles. Ainsi on peut rencontrer des femelles oeuvées dont la longueur totale égale 10 millimètres chez Emetha Audouinii (Milne Edwards), ne dépasse pas 15 millimètres environ chez Meinertia parallela (Otto), et de même chez Meinertia oestroides (Risso), est de 6 millimètres pour Mothocya epimerica Costa, 20 millimètres pour Anilocra physodes (L.) et 18/19 millimètres pour Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert .

Il existe toutefois un optimum pour la reproduction de ces parasites, correspondant à des tailles variables suivant l'espèce considérée : de 15 à 17 millimètres pour Emetha Audouinii (Milne Edwards).
de 32 à 39 millimètres pour Anilocra physodes (L.).

.../...

- de 20 à 21 millimètres pour Meinertia parallela (Otto).
- de 19 à 21 millimètres pour Meinertia oestroides (Risso).
- de 0,7 à 0,8 millimètres pour Mothocya epimerica Costa.
- de 32 à 39 millimètres pour Nerocila Orbigny Schloedte et Meinert.

- Dans le cas particulier des Cymothoadiens buccaux, Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso), qui peuvent se reproduire toute l'année, nous avons essayé de déterminer si aux différentes saisons correspondaient des tailles différentes pour les individus en phase sexuelle femelle ovigères.

- Dans l'histogramme de fréquence XV ont été regroupés les résultats correspondants à l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards). Leur examen nous permet, semble t-il, de conclure à une influence de la saison sur la reproduction des individus en phase sexuelle femelle, au moins en ce qui concerne les individus relativement jeunes. En effet, il semble que l'on puisse distinguer trois pontes annuelles successives, dans la reproduction de ces parasites :

- Pour des tailles comprises entre 10 et 14 millimètres environ, trois périodes maximales de reproduction peuvent être distinguées, périodes se situant aux environs des mois d'avril, juillet et Décembre.
- Au delà de 14 millimètres, la reproduction est plus constante, semble t-il.
- Remarquons pour terminer que, dans le cas des individus en phase sexuelle femelle relativement jeunes, les époques de pontes ou de reproduction sont séparées par des périodes de repos plus ou moins nettes. Quoiqu'il en soit, on peut observer que ces périodes sont plus courtes durant les mois à température élevée que durant les mois à température basse.

- G R A P H I Q U E S IX & X :

Histogrammes de fréquence, suivant la taille des individus
femelles, des animaux ovigères.

- En Abscisses : Les tailles des femelles ovigères.

- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

IX : Emetha Audouinii (Milne Edwards).

X : Meinertia parallela (Otto).

-FREQUENCE.

100

50

EMETHA Audouinii (Milne Edwards).

50

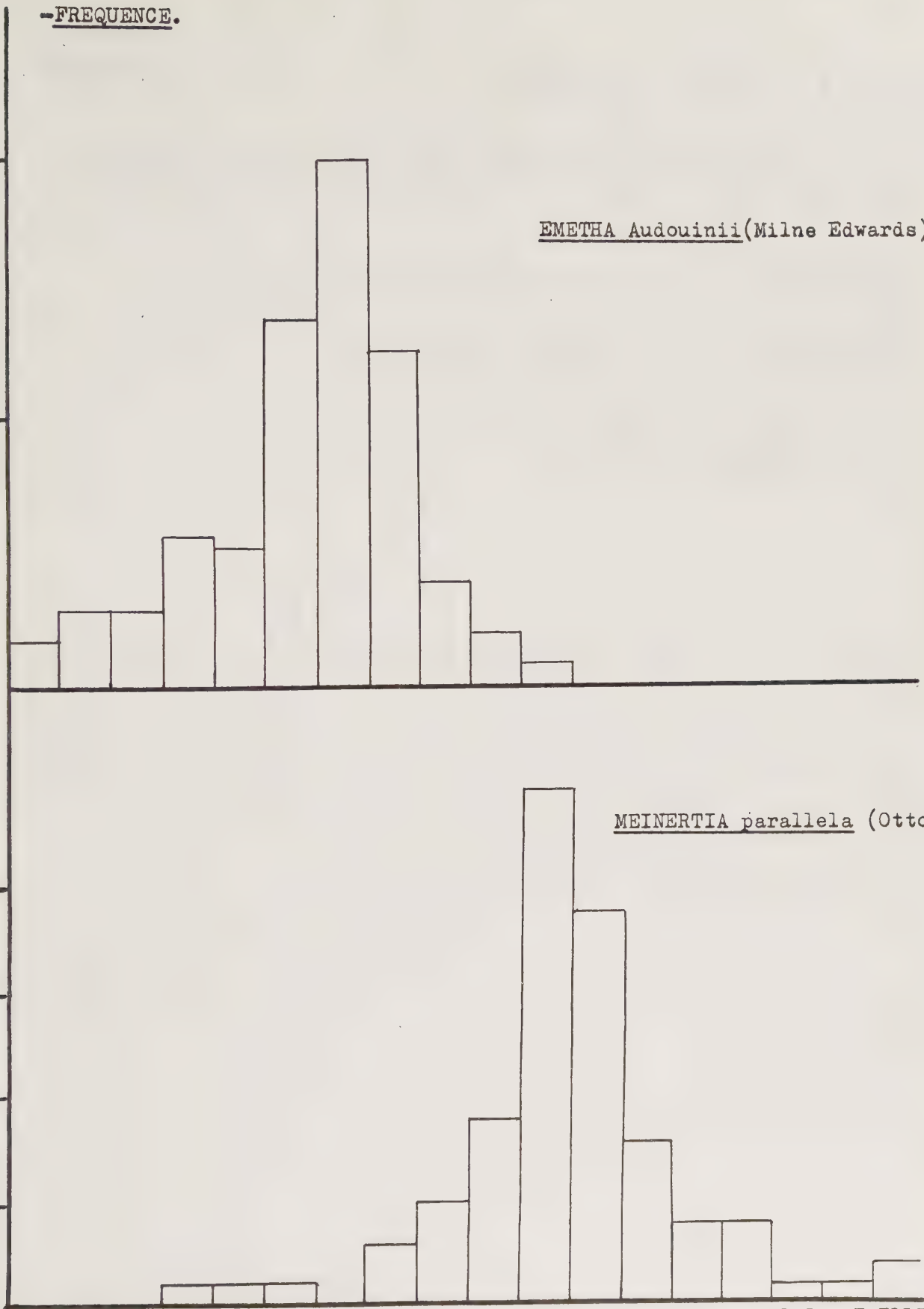
MEINERTIA parallela (Otto).

1,5

2

2,5

TAILLE des
♀ OVIGERES.



- G R A P H I Q U E S X I & X I I :

Histogrammes de fréquence, suivant la taille des individus
femelles, des animaux ovigères.

- En Abscisses : Les tailles des femelles ovigères.

- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

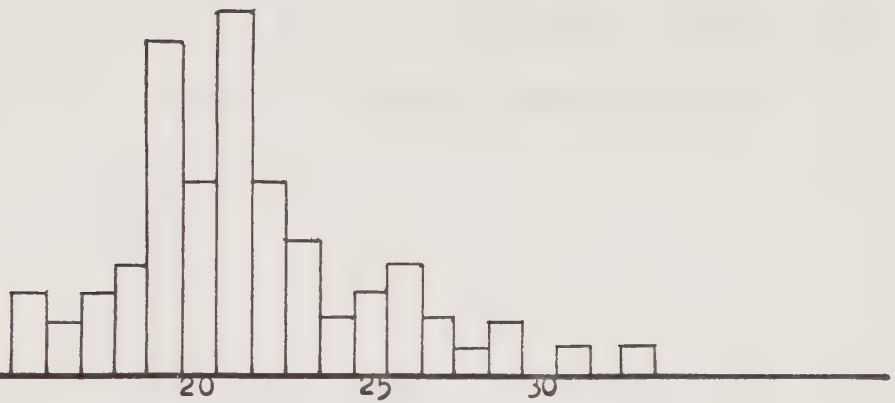
XI : Meinertia oestroides (Risso).

XII : Mothocya epimerica Costa.

-FREQUENCE.

50

MEINERTIA oestroides (Risso).



50

MOTHOCYA epimerica Costa.



TAILLE DES O
UVIGERES. +

- G R A P H I Q U E S X I I I & X I V :
=====

Histogrammes de fréquence, suivant la taille des individus
femelles, des animaux ovigères.

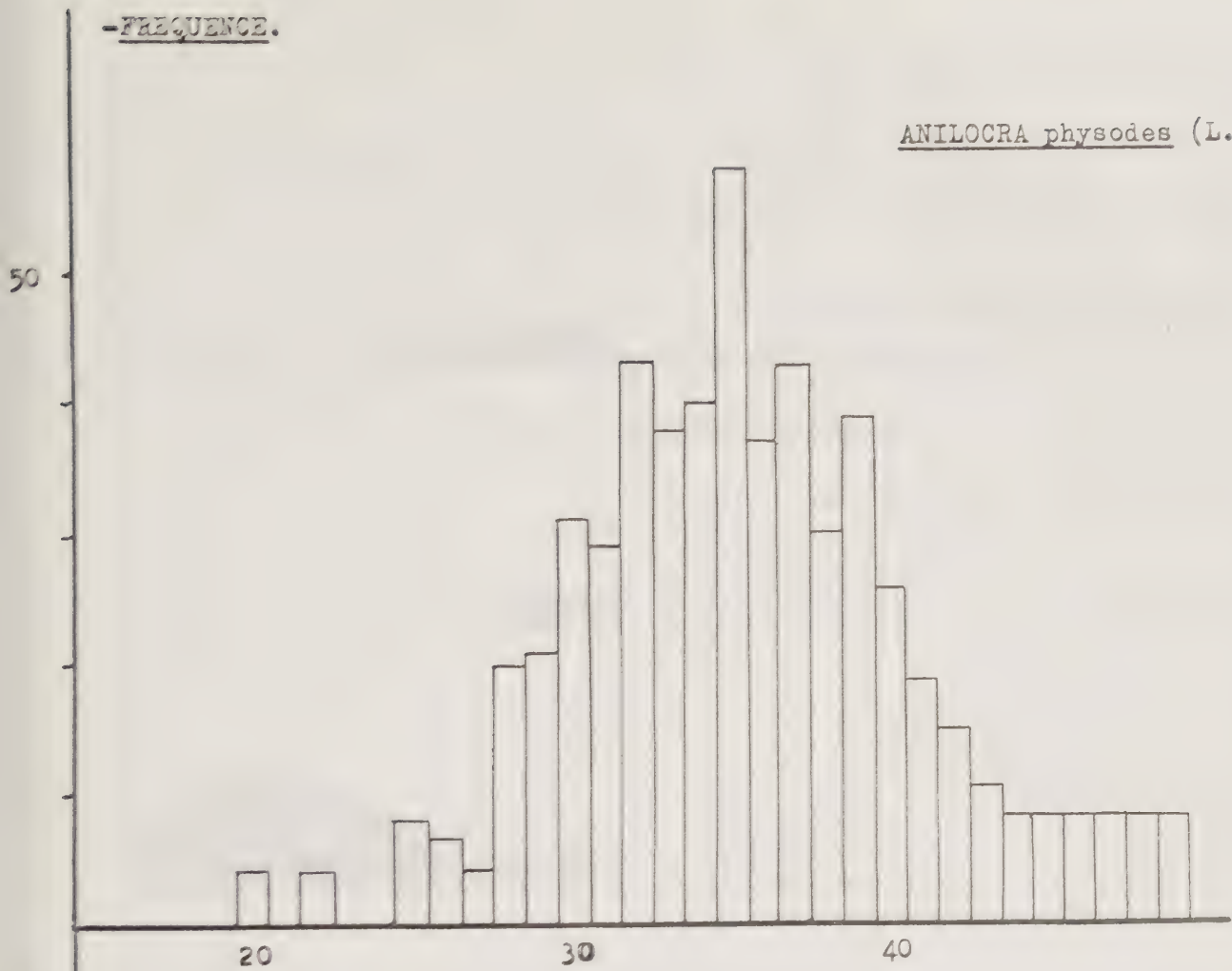
- En Abscisses : Les tailles des femelles ovigères.
- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

XIII : Anilocra physodes (L.)

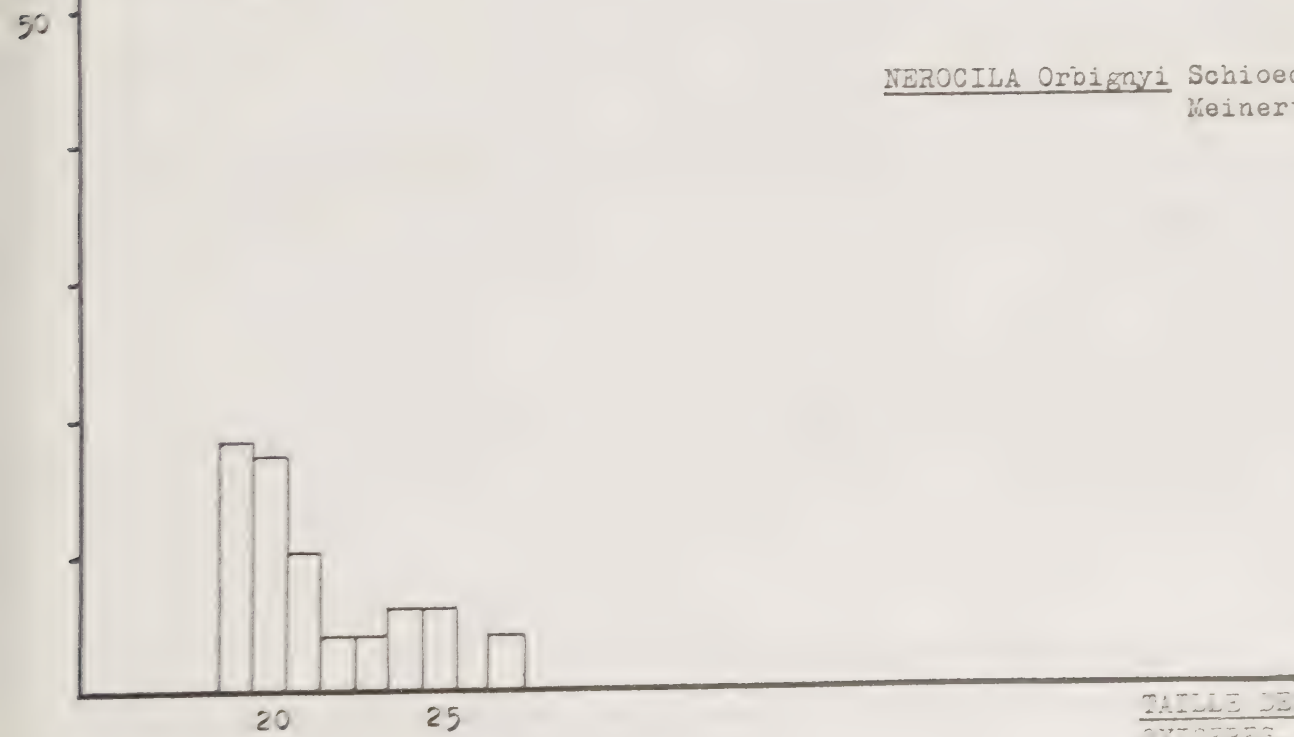
XIV : Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

-FREQUENCE.

ANILOCRA physodes (L.).



NEROCILA Orbigny Schioedte et Meinert.



TAIILE DES 0
OVICERES. +

- G R A P H I Q U E XV :

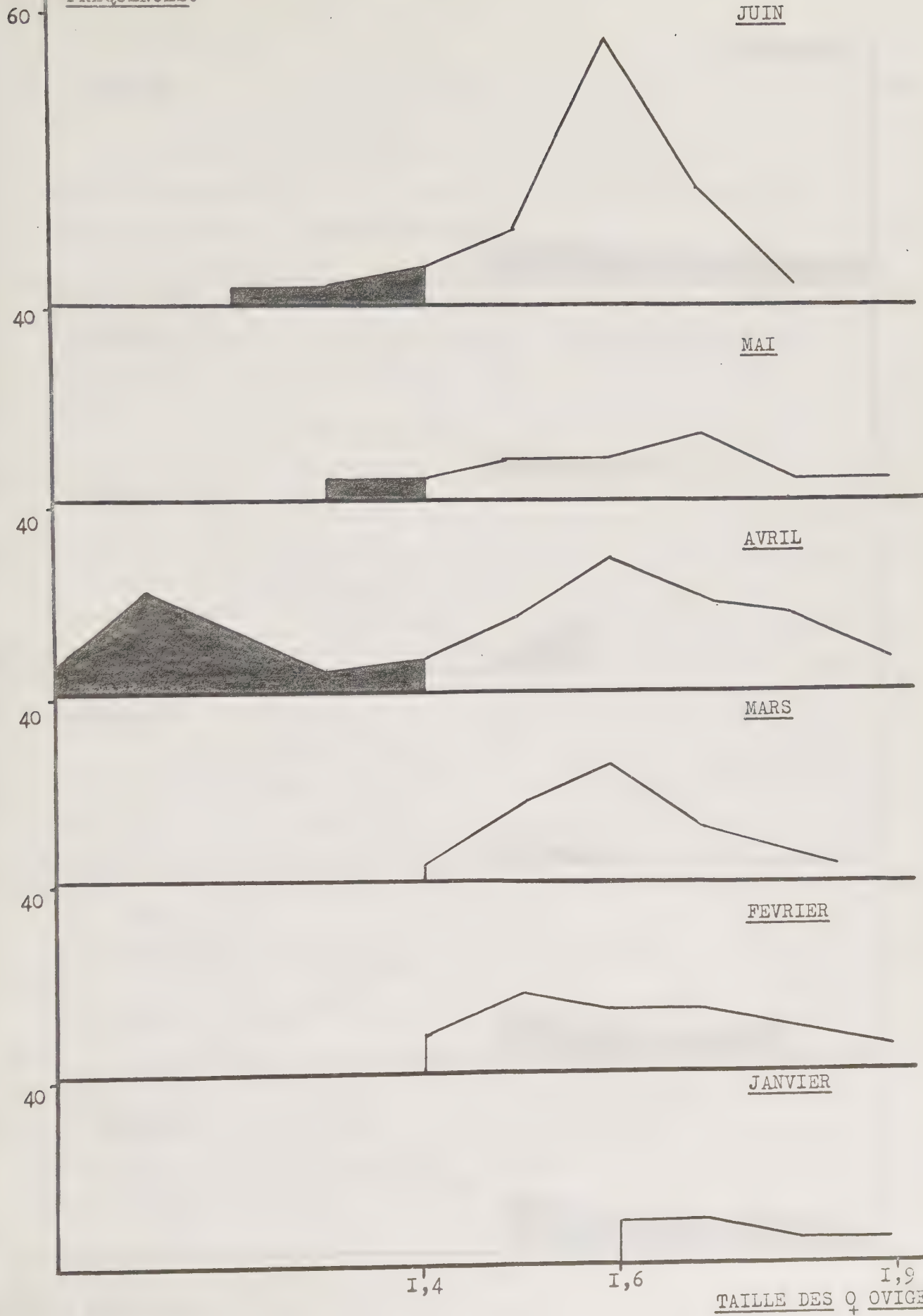
Histogramme de fréquence, en fonction de la taille des individus et de la saison, des animaux ovigères.

Emetha Audouinii (Milne Edwards).

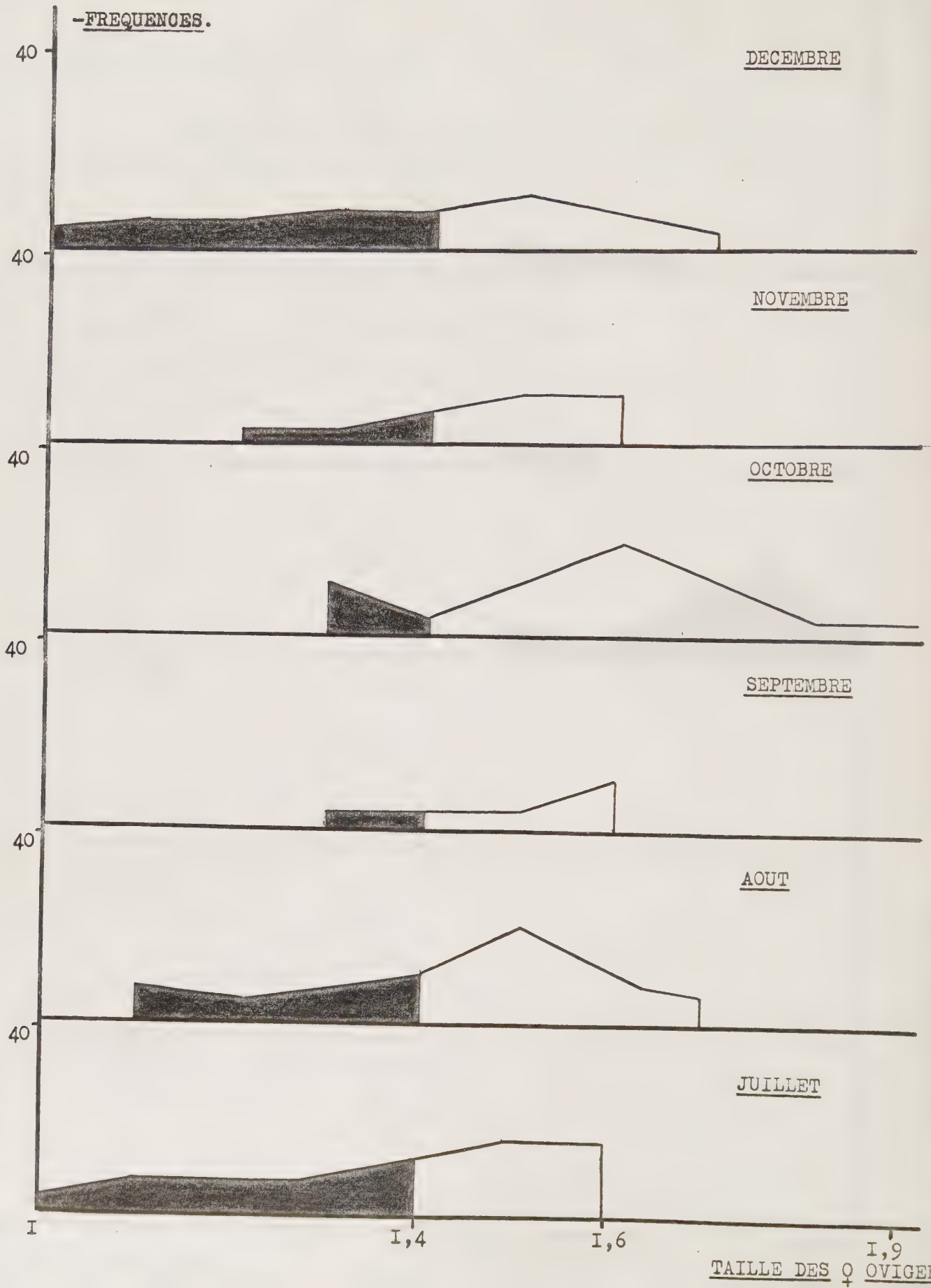
- Un graphique par mois de l'année.

- En Abscisses : Les tailles des femelles ovigères.
- En Ordonnées : Les fréquences observées.

-FREQUENCES.



TAILLE DES ♀ OVIGERES.



- C H A P I T R E I I -
=====

Dans ce deuxième chapitre, nous avons regroupé un certain nombre d'observations et de résultats concernant le développement embryonnaire et larvaire des Cymothoadiens.

Jusqu'à présent, rares ont été les études orientées dans ce sens. En effet si BULLAR, en 1878, étudiait le développement embryonnaire de deux Cymothoidae, "Cymothoa oestroides" et "Cymothoa parallela" de MILNE EDWARDS, à la suite de l'auteur, cette question fut nettement délaissée. Seuls MONTALENTI (1941) et LEGRAND (1952) précisèrent, par la suite, certains détails du développement embryonnaire et larvaire des Cymothoadiens qu'ils ont examinés.

MONTALENTI, d'abord, a indiqué que la durée du développement embryonnaire chez Emetha Audouinii (Milne Edwards), ou Anilocra physodes (L.), se situe aux alentours d'un mois, en partant du stade où aucune structure n'est visible jusqu'à la larve du premier stade (Pullus primus). L'auteur précise encore qu'il est possible d'admettre que la durée du développement des oeufs et des embryons, dans son intégrité, doit être de l'ordre de 40 à 45 jours.

LEGRAND, dans le cas des Anilocres de ROSCOFF, précise à son tour que le développement dure environ 20 jours. Il étudie également les rapports qui existent entre l'acquisition des facultés de nage et les processus d'évacuation intestinale du vitellus chez les individus au stade Pullus.

I) - DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE :

A) - Généralités :

Rappelons que les oeufs pondus vont poursuivre leur développement dans le marsupium des individus en phase sexuelle femelle gravides. Les oeufs, sensiblement sphériques au moment de la ponte, sont plus ou moins déformés par la suite, par pressions réciproques, étant donné qu'ils sont serrés les uns contre les autres ; Ils vont alors prendre progressivement

une forme plus ou moins ovalaire ; l'extrémité antérieure des embryons sera cependant toujours plus massive que l'extrémité postérieure.

Le développement de tous les oeufs d'une même ponte est en général synchrone. Seulement dans quelques cas très rares, nous avons pu observer que quelques embryons d'une même portée présentaient, dans leur embryogenèse, un certain retard par rapport à leurs voisins. Mais il faut considérer ces cas comme anormaux ou pathologiques, car il s'agit généralement d'oeufs abortifs. D'ailleurs, leur pourcentage relatif ne dépasse jamais plus de 10 % par rapport à la fécondité globale correspondante.

Le développement se poursuivant, on peut aisément observer, par transparence à travers la coque de l'oeuf, l'organisation progressive de l'embryon et de la larve. On voit d'abord apparaître les ébauches des différents appendices : antennules, antennes, péréiopodes etc... Les yeux, d'abord invisibles, se signalent progressivement par l'apparition d'une pigmentation brune ou noirâtre. Ainsi par exemple, des embryons de l'espèce Meinertia parallela (Otto), mis en expérience le 12 juin 1963, présentèrent des yeux pigmentés à partir du 17 juin 1963, soit 5 à 6 jours après.

Une fois arrivées au terme de leur développement, les larves, au stade Pullus primus, éclosent entièrement glabres à l'intérieur du marsupium, ainsi que l'avait déjà constaté SCHIOEDTE, en 1878 ; Elles subissent, dans la cavité marsupiale, une première mue larvaire d'où elles sortent, munies de soies natatoires sur les pléopodes, les uropodes et le pléotelson, et de divers caractères ornementaux, à l'état de larves au stade pullus secundus.

Pour chacune des espèces étudiées, ces larves au stade Pullus primus, et Pullus secundus, ont été décrites dans la partie systématique de notre étude.

B) Durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire :

Pour essayer de déterminer la durée de chaque stade au cours du développement embryonnaire et post-embryonnaire, chez les espèces étudiées, nous avons employé la méthode d'élevage in vitro déjà utilisée par MONTALENTI (1941) et LEGRAND (1952).

Les oeufs, fraîchement pondus, sont prélevés dans le marsupium des individus en phase sexuelle femelle gravides et disposés dans de petits cristallisoirs contenant 500 cc d'eau de mer et munis d'un système d'aération du type "belbull". Les élevages sont maintenus à une température de 20 à 22°.

A la suite des observations de LEGRAND (1952) sur les Anilocres de ROSCOFF, nous avons pu déterminer que le développement des oeufs était un peu plus rapide hors du marsupium maternel que dans ce dernier. Il est bien évident, comme le pense LEGRAND, que dans les cavités marsupiales, les oeufs, serrés les uns contre les autres, sont dans un milieu plus pauvre en oxygène que l'eau des cristallisoirs servant aux expériences. Toutefois, nous avons remarqué que l'accélération du développement, dans le cas des élevages in vitro, ne dépasse qu'exceptionnellement une durée de deux à trois jours.

Le développement embryonnaire et larvaire étant très difficile, sinon pratiquement impossible, à suivre avec précision sur des pontes maintenues dans le marsupium maternel, il nous a donc paru plus commode d'utiliser la technique précitée. En effet, si elle détermine une légère accélération du développement, elle donne, par contre, une idée plus précise de ses modalités en permettant de suivre, avec une grande exactitude, le déroulement de l'évolution embryonnaire et larvaire.

Toutes les expériences ont été réalisées durant les mois d'été 1962 et 1963, ceci, afin de conserver autant que possible les conditions réalisées dans la nature, toutes les espèces étudiées étant susceptibles de se reproduire durant cette période avec une intensité optimale. Les parasites retenus sont toujours les mêmes et appartiennent aux cinq genres, Emetha Schioedte et Meinert, Meinertia Stebbing, Mothocya Costa, Anilocra Leach et Nerocila Leach. Le développement a été suivi depuis le stade oeuf fraîchement pondu jusqu'au stade Pullus secundus.

Pour chacune des espèces étudiées, les résultats, d'ailleurs très proches les uns des autres, sont les suivants :

.../...

1)-Emetha Audouinii (Milne Edwards) :

Dans ce cas, la durée du développement embryonnaire et larvaire nécessite une durée de 25 à 33 jours, ce qui correspond sensiblement aux observations de MONTALENTI (1941).

Des oeufs, fraîchement pondus et recueillis dans le marsupium maternel, donnent des embryons 5 à 10 jours après, suivant le stade plus ou moins avancé de la ponte. Ces embryons ne possèdent pas encore d'yeux pigmentés et ceux-ci n'apparaissent que 5 à 6 jours après. Ces embryons donnent, après un laps de temps de 5 à 6 jours environ, des animaux au stade Pullus primus qui vont muer environ 8 jours après, mue d'où il sortira des individus au stade Pullus secundus, mais qui ne nageront ou pourront nager que 2 à 3 jours plus tard.

2)-Meinertia parallela (Otto) :

Pour ce parasite, la durée du développement embryonnaire et larvaire peut se situer entre 23 et 32 jours.

Les oeufs recueillis dans le marsupium d'une femelle gravide donnent généralement, 5 à 10 jours après, des embryons dont les yeux ne sont pas encore visibles. Leur pigmentation ne deviendra apparente que 5 à 6 jours après. Ces embryons donneront, par la suite, au bout d'une période de 6 à 7 jours, des animaux au stade Pullus primus qui vont muer au bout de 6 à 7 jours, pour donner des larves au stade Pullus secundus, qui pourront nager 1 à 2 jours plus tard.

3)-Mothocya epimerica Costa :

Le développement embryonnaire et larvaire de Mothocya epimerica Costa dure de 19 à 24 jours.

En élevage in vitro, des oeufs fraîchement pondus donnent, 5 à 6 jours après la ponte, des embryons dont les yeux ne sont pas encore visibles. Ils le seront, en moyenne, 5 jours après. Ces embryons, après un laps de temps de 2 à 5 jours, donnent des larves au stade Pullus primus qui, 6 jours plus tard environ, vont muer pour donner des animaux au stade Pullus secundus.

Ceux-ci pourront nager au bout de 1 à 2 jours.

4)-Anilocra physodes (L.) :

Dans le cas des Anilocres de ROSCOFF (Anilocra frontalis Milne Edwards), LEGRAND (1952) indique que le développement des oeufs et des embryons dure environ 20 jours.

En ce qui concerne Anilocra physodes (L.), la durée de développement que nous avons constatée, soit de 25 à 31 jours, se rapproche donc plutôt des observations de MONTALENTI (1941). La différence constatée, par rapport aux résultats de LEGRAND, peut d'ailleurs provenir, en plus du fait qu'il s'agit de deux espèces distinctes, d'une légère variation dans le stade initial des oeufs mis en élevage. En effet, dans les élevages au laboratoire, LEGRAND précise qu'il a utilisé 7 oeufs qui étaient prêts à éclore.

Quoiqu'il en soit, dans le cas de l'espèce Anilocra physodes (L.), des oeufs fraîchement pondus, recueillis dans le marsupium des femelles gravides, donnent, 5 à 10 jours après, des embryons bien développés mais dont les yeux ne sont pas encore visibles. Ils apparaîtront nettement au bout de 5 jours en moyenne. Après 6 à 7 jours supplémentaires, les oeufs vont éclore pour donner naissance à des animaux au stade Pullus primus, qui vont muer au bout de 7 à 8 jours pour donner naissance à des larves au stade Pullus secundus, qui pourront nager 1 à 2 jours plus tard.

5)-Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert :

Dans ce dernier cas, le développement dure en moyenne de 21 à 25 jours.

Ainsi des oeufs, prélevés toujours dans les mêmes conditions, pourront donner au bout de 8 à 9 jours, des embryons bien développés mais dont les yeux ne sont pas encore visibles. Ceux-ci n'apparaîtront que six jours après. Ces embryons pourront alors donner, dans un laps de temps de 3 à 4 jours, des animaux au stade Pullus primus, qui après une mue larvaire donneront également, en 3 ou 4 jours, des larves au stade Pullus secundus. Celles-ci seront capables de nager 1 à 2 jours plus tard.

Si, au terme de cette étude, on compare les résultats obtenus pour les différentes espèces, on se rend compte que la durée du développement embryonnaire et larvaire, du moins chez les Cymothoidae étudiés, est relativement uniforme, pouvant osciller, suivant les espèces, entre 19 et 33 jours, entre le stade oeuf fraîchement pondu et le stade Pullus secundus avec possibilités de nage.

D'ailleurs, la durée du développement paraît être en relation avec la taille des oeufs. Ceci est en particulier évident si on considère le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa, qui présente en moyenne le cycle de développement le plus court et les oeufs les plus petits.

C)-Tailles des embryons et des larves aux stades Pulli :

1)-Taille des Embryons :

Une fois bien développés, les embryons présentent une forme plus ou moins ovalaire mais dont l'extrémité céphalique est nettement plus importante et plus globuleuse que l'extrémité postérieure. Nous avons essayé de préciser, pour chacune des espèces retenues, leurs tailles respectives. Comme dans le cas des oeufs, il serait erroné d'indiquer des tailles précises car celles-ci peuvent varier entre certaines limites et par conséquent, il est plus raisonnable de figurer des histogrammes de fréquences avec en abscisses les diverses tailles et en ordonnées les fréquences relatives (Histogrammes XVI, XVII, XVIII, XIV, XX et XXI).

Nous avons examinés des lots comprenant respectivement :

- 26 portées pour Emetha Audouinii (Milne Edwards)
- 39 portées pour Meinertia parallela (Otto)
- 39 portées pour Meinertia oestroides (Risso)
- 30 portées pour Mothocya epimerica Costa
- 74 portées pour Anilocra physodes (L.)
- 27 portées pour Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

De l'examen des résultats obtenus, consignés dans les graphiques correspondants, nous pouvons donc déduire que :

--Comme dans le cas de l'étude de la taille des oeufs, nous retrouvons ici trois groupes distincts :

.../...

. Le premier, auquel correspondent des Cymothoadiens présentant des embryons relativement gros, et qui comprend les deux espèces Meinertia oestroides (Risso) et Anilocra physodes (L.).

. Le second ne concerne, parmi les espèces étudiées, que Mothocya epimerica Costa, qui présente des embryons relativement petits, en moyenne.

. Le dernier correspond aux trois autres parasites, Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, qui possèdent des embryons dont les tailles sont sensiblement intermédiaires.

- La taille moyenne des embryons varie, chez les Cymothoadiens, suivant les espèces et elle est en relation plus ou moins étroite avec la taille des oeufs. Ainsi, à des oeufs de relativement grandes dimensions correspondent des embryons de tailles relativement importantes et des embryons relativement petits procèdent d'oeufs de petites tailles.

- Ces tailles peuvent d'ailleurs fluctuer entre certaines limites variables suivant les espèces considérées :

- . de 1,2 à 1,9 millimètre pour Emetha Audouinii (Milne Edwards)
- . de 1,3 à 2,1 millimètre pour Meinertia parallela (Otto)
- . de 1,9 à 2,4 millimètre pour Meinertia oestroides (Risso)
- . de 1,1 à 1,3 millimètre pour Mothocya epimerica Costa
- . de 1,5 à 2,3 millimètre pour Anilocra physodes (L.)
- . de 1,3 à 1,6 millimètre pour Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.

2) - Tailles des larves aux stade Pulli :

Afin de préciser l'évolution des formes larvaires chez les Cymothoadiens, nous avons également apprécié la taille des individus aux stades pulli pour les six espèces retenues. Ces animaux ont toujours été prélevés dans le marsupium maternel et mesurés, sous la loupe binoculaire à l'aide d'un micromètre oculaire, de l'extrémité céphalique à l'extrémité

.../...

- GRAPHIQUES XVI, XVII, XVIII, XIX, XX et XXI :

Histogrammes de fréquence des tailles des Embryons.

- En Abscisses : Les tailles des Embryons (en millimètres)

- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

A - Emetha Audouinii (Milne Edwards)

B - Meinertia parallela (Otto)

C - Meinertia oestroides (Risso)

D - Mothocya epimerica Costa

E - Anilocra physodes (L.)

F - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

FREQUENCE.

A



B



C



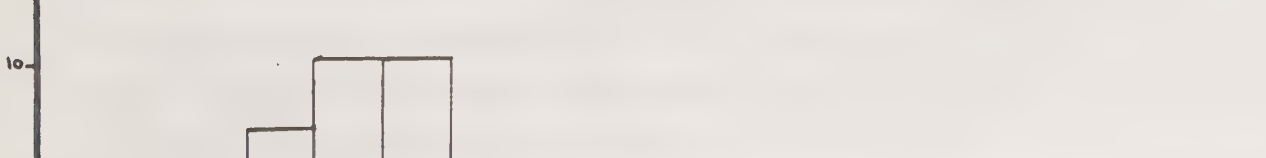
D



E



F



1 1.1 1.2 1.3 1.4 1.5 1.6 1.7 1.8 1.9 2 2.1 2.2 2.3 2.4 2.5 2.6 2.7

TAILLE des EMBRYONS.

distale des uropodes.

Les résultats obtenus l'ont été sur des lots comprenant respectivement :

- 27 portées pour Emetha Audouinii (Milne Edwards)
- 45 portées pour Meinertia parallela (Otto)
- 42 portées pour Meinertia oestroides (Risso)
- 33 portées pour Mothocya epimerica Costa
- 45 portées pour Anilocra physodes (L.)
- 42 portées pour Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Remarquons en outre que, pour cette étude, nous n'avons pas distingué les deux stades, Pullus primus et Pullus secundus incubés, qui présentent des individus de tailles équivalentes.

Dans ce cas, nous avons également figuré les histogrammes de fréquence, en portant en abscisse les tailles respectives des animaux au stade Pullus et en ordonnée la fréquence relative (Histogrammes XXII, XXIII, XXIV, XXV, XXVI et XXVII).

-Comme dans le cas des oeufs et celui des embryons, les tailles respectives des animaux aux stades pullus primus et pullus secundus sont susceptibles de fluctuations suivant les espèces considérées et pour chacune de celles-ci, entre certaines limites qui sont :

- .de 3 à 3,8 millimètres pour Emetha Audouinii (Milne Edwards)
- .de 2,2 à 3 millimètres pour Meinertia parallela (Otto)
- .de 3,4 à 4,9 millimètres pour Meinertia oestroides (Risso)
- .de 2 à 2,5 millimètres pour Mothocya epimerica Costa
- .de 3,6 à 4,2 millimètres pour Anilocra physodes (L.)
- .de 2,2 à 2,7 millimètres pour Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

-D'autre part, les résultats obtenus indiquent que la croissance embryonnaire et larvaire se poursuit d'une manière uniforme depuis le stade oeuf jusqu'au stade Pullus secundus.

En effet, deux espèces qui, nous l'avons vu, présentent des oeufs et des embryons de tailles relativement importantes, possèdent également des Pulli de grandes tailles. Il s'agit des espèces Anilocra physodes

(L.) et Meinertia oestroides (Risso). Au contraire, l'espèce Mothocya epimerica Costa possède des oeufs et des embryons de tailles relativement réduites, et il en est de même des individus aux stades Pulli. Les tailles respectives des Pulli des trois parasites restants sont sensiblement intermédiaires.

D)-Mue larvaire intra-marsupiale :

On sait que chez les Cymothoadiens, comme d'ailleurs c'est la règle chez les Isopodes libres, la mue s'effectue normalement en deux fois. L'animal rejette son exuvie en deux temps, la partie postérieure d'abord, englobant le péréion à partir du cinquième péréionite compris et le pléon, la partie restante antérieure ensuite ; En ce qui concerne les Cymothoidae, ce processus a pour avantage, en particulier, d'assurer la continuité de la fixation des individus sur les poissons hôtes.

Chez ces animaux, au cours de l'incubation, il existe une mue qui fait passer les animaux du stade Pullus primus au stade Pullus secundus. Il était intéressant de rechercher comment se réalisait cette exuviation et en particulier, si elle se manifestait par un processus analogue à celui présidant à l'exuviation des animaux adultes. Ceci est relativement aisé en élevant de jeunes larves au stade Pullus primus dans de petits cristallisoirs remplis d'eau de mer renouvelée deux fois par jour ou munis d'un aérateur.

Nous avons ainsi observé que la mue larvaire intra-marsupiale est différente, quant à son processus, de la mue des adultes. En effet, les animaux au stade Pullus primus muent en un seul temps et libèrent leur exuvie par une incisure entre le quatrième et le cinquième péréionite. Dans le procédé que nous avons retenu, il est aisé de recueillir après chaque mue les exuvies intactes dans le fond des cristallisoirs.

D'autre part, ce processus différent de la mue, dans le cas des animaux aux stades larvaires incubés, tend donc à confirmer l'hypothèse selon laquelle l'accomplissement en deux temps de la mue des parasites adultes est avant tout un procédé qui assure la continuité de la fixation.

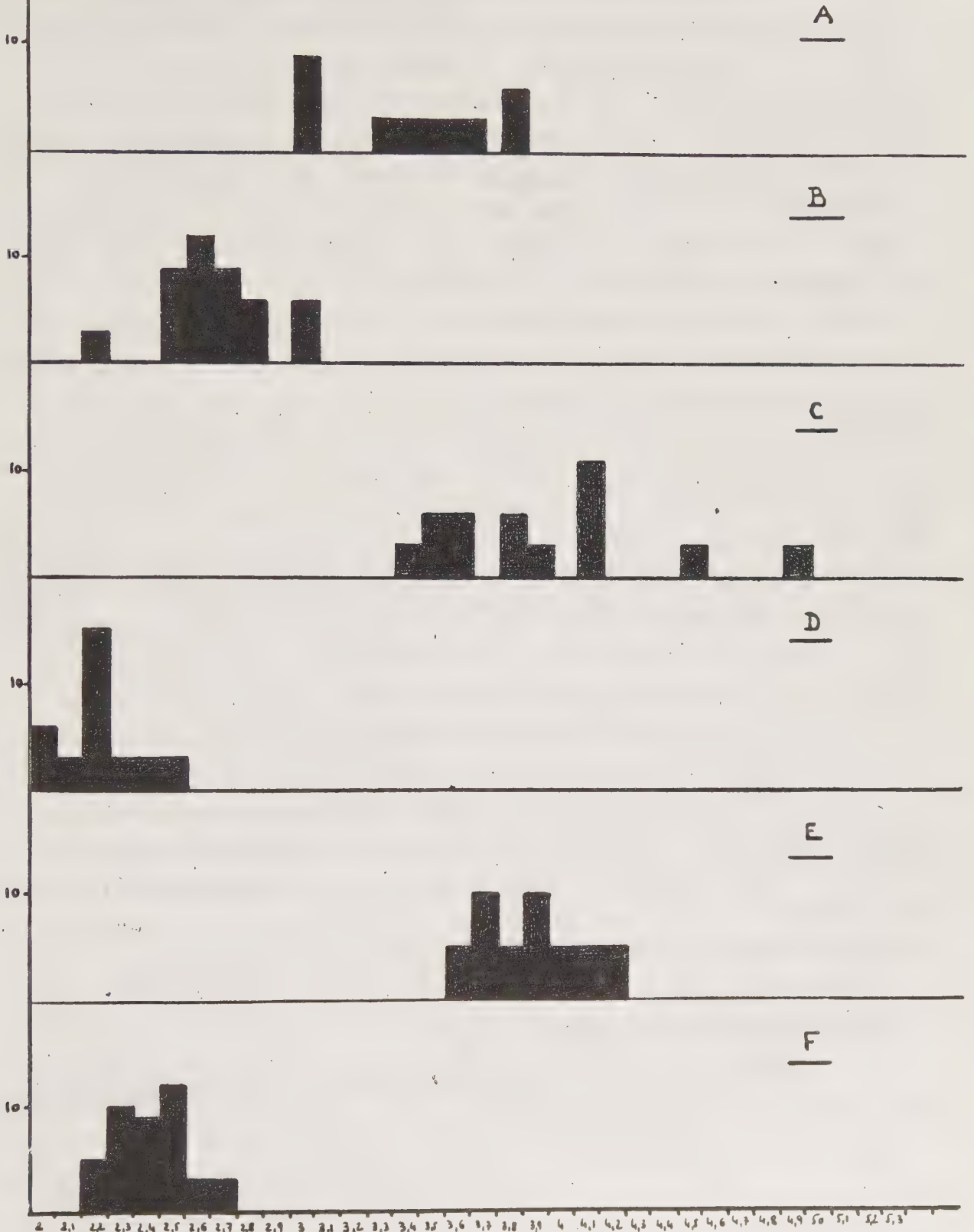
- G R A P H I Q U E S XXII, XXIII, XXIV, XXV, XXVI et XXVII :

Histogrammes de fréquence des tailles des Pulli.

- En Abscisses : Les tailles des Pulli (en millimètres)
- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

- A - Emetha Audouinii (Milne Edwards)
- B - Meinertia parallela (Otto)
- C - Meinertia oestroides (Risso)
- D - Mothocya epimerica Costa
- E - Anilocra physodes (L.)
- F - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

-FREQUENCE.



TAILLE des PULLI.

E)-Remarque sur la métamérisation des animaux aux stades Pulli :

Les animaux aux stades Pullus primus et Pullus secundus ne possèdent pas encore la septième paire de péréiopodes (MONTALENTI, 1941-LEGRAND, 1952 - BONNENFANT, 1961). Il existe cependant un détail qui mérite d'être précisé : En effet, certains auteurs (BONNENFANT, 1961 - LEGRAND, 1952, entre autres) admettent que, chez les Isopodes et au cours des stades Pullus primus et secundus, les larves ne possèdent pas les péréiopodes de la septième paire mais également le septième péréionite. Ceci rejoint d'ailleurs les observations de LEGRAND et VANDEL (1948) sur les Isopodes terrestres normaux et intersexués.

A la suite de ces résultats, l'étude de la métamérisation des individus aux stades Pulli, que nous avons entreprise, nous a conduit à des observations sensiblement différentes. En effet, nous avons constaté que ces animaux, soit au cours de leur existence intra-marsupiale soit à leur sortie du marsupium, possèdent déjà le septième péréionite, libre et déjà bien visible. Il est bien individualisé sur la face tergale, mais bien moins net cependant au niveau de la face sternale. Seuls manquent, en fait, les péréiopodes de la septième paire. En coupe saggitale, on peut voir que le septième péréionite est déjà bien distinct et qu'il possède, en particulier, un ganglion nerveux ventral bien individualisé. A ce niveau et latéralement, deux masses de cellules indifférenciées, dont les noyaux sont en particulier très chromophiles, sont également visibles et constituent les premières ébauches des péréiopodes de la septième paire.

Afin de préciser s'il s'agissait là d'un cas isolé parmi les Isopodes, nous avons effectué des recherches chez des représentants de plusieurs genres distincts d'Isopodes, marins ou terrestres. Dans tous les cas, nous avons constaté que le septième péréionite existe dès la sortie du marsupium maternel, ainsi que durant les stades intra-marsupiaux.

F)-Mise bas et Pontes aberrantes :

Une fois bien développées, les larves au stade Pullus secundus sont émises hors du marsupium maternel.

LEGRAND (1952), chez Anilocra frontalis Milne Edwards, a observé que ce sont les mouvements de fuite du poisson hôte, consécutifs à une excitation par le parasite se traduisant par des mouvements des péréiopodes, qui aident la disjonction des oostégites et permettent la mise bas. C'est ce que nous avons également observé dans le cas de l'espèce Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. Il semble d'ailleurs que, dans certaines conditions, ces phénomènes d'excitations de la part du parasite puissent entraîner la mort du poisson hôte. C'est ce que nous avons observé dans le cas de parasitisme expérimental, après fixation d'un individu au stade femelle gravide appartenant à l'espèce Anilocra physodes (L.) sur un poisson de 20 centimètres environ appartenant à l'espèce Symphodus melops (L.).

Mais si un tel processus paraît être la règle chez les Cymotho-
adiens de "surface", il n'en est plus de même en ce qui concerne, en particulier, les parasites "buccaux". Dans ce dernier cas, la mise bas est uniquement facilitée par de faibles mouvements de disjonction des oostégites. Cette différence est très certainement attribuable à des variations dans la structure des chambres incubatrices (Voir, en particulier, la partie traitant des caractères sexuels externes).

Nous avons également remarqué que, au cours de la mise bas, les individus au stade Pullus secundus sortent généralement par la partie médiane de la chambre marsupiale entre les oostégites de la cinquième paire et l'ensemble des autres lamelles. Leur sortie est d'ailleurs échelonnée et non massive, les pulli étant libérés par groupes de 2 à 5 généralement. La mise bas complète peut ainsi durer parfois 24 heures.

Dans le cas des parasites "buccaux", Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso) en particulier, le processus de mise bas par simples disjonctions des oostégites paraît être principalement lié à la faible consistance des lames marsupiales chez ces espèces. Dans ce cas, il semble d'ailleurs que la fixation du parasite sur le poisson hôte facilite le maintien des oeufs dans le marsupium. C'est ce que paraissent démontrer les nombreuses pontes abérrantes

.../...

que nous avons pû provoquer expérimentalement. En effet, nous avons remarqué que lorsqu'on dispose des individus en phase sexuelle femelle, porteurs d'oeufs ou d'embryons (et appartenant aux trois espèces précitées), dans un cristallisateur, il arrive fréquemment que ces oeufs ou ces embryons soient libérés en un laps de temps assez court. Si on maintient ces oeufs ou ces embryons en élevage, ils se développent normalement .

- RESUME & CONCLUSIONS GENERALES -

Cette étude, poursuivie sur six espèces de Cymothoidae, nous a permis d'abord de préciser certains détails concernant les phénomènes de la reproduction dans ce groupe de parasites ; Nous pouvons en résumer les faits principaux, en indiquant que :

- La reproduction chez ces animaux peut s'effectuer suivant deux modalités différentes ; Dans le premier cas, celui des espèces appartenant aux deux genres Emetha Schioedte et Meinert et Meinertia Stebbing, il y a possibilité de reproduction durant toute l'année. Un autre groupe correspond à certains Cymothoidae qui possèdent une période de reproduction limitée aux seuls mois de printemps et d'été et c'est en particulier le cas des espèces des genres Mothocya Costa, Anilocra Leach et Nerocila Leach.

Ces différences peuvent s'expliquer par certaines caractéristiques écologiques des poissons hôtes et de leurs parasites.

- La fécondité de ces animaux a été précisée ; Elle varie suivant les espèces auxquelles on s'adresse et elle est directement fonction de la taille moyenne relative de celles-ci. Elle est d'autre part en relation étroite, et pour chacun de ces parasites pris séparément, avec les dimensions respectives des individus en phase sexuelle femelle gravides.

- Dans le cas des espèces qui présentent une période de reproduction s'étendant sur la totalité de l'année, des variations saisonnières dans la fécondité ont pû être mises en évidence. Durant les mois de septembre à février, la fécondité de ces animaux est moindre et inférieure à celle des mois de mars à août.

.../...

- Les variations de taille des oeufs ont été indiquées pour chacune des espèces retenues.

Certaines relations entre la taille et le nombre des oeufs émis dans une ponte ont été précisées.

- Les individus en phase sexuelle femelle peuvent être ovigères à des tailles relativement très faibles, mais il existe toutefois une taille ou un ensemble de tailles optimales pour la reproduction de ces parasites. Ces tailles, variables suivant les espèces, ont été précisées.

D'autre part, du moins dans le cas des Cymothoadiens "buccaux" et plus particulièrement en ce qui concerne les femelles jeunes, il paraît exister trois périodes optimales pour la reproduction de ces parasites.

Dans un deuxième chapitre, nous avons regroupé un certain nombre d'observations concernant le développement embryonnaire et larvaire des Cymothoadiens.

- Ainsi une première série de recherches nous a permis, sans toutefois reconsidérer en détail l'embryogenèse de ces animaux qui a été bien étudiée par BULLAR (1878), de préciser certains détails du développement embryonnaire et post-embryonnaire, et en particulier sa durée. Les différentes étapes du développement ont été suivies dans le temps pour chacun des espèces retenues.

Chez les Cymothoidae étudiés, la durée du développement embryonnaire et larvaire est sensiblement uniforme ; Elle peut cependant osciller, suivant les espèces, entre 19 et 33 jours, entre le stade oeuf fraîchement pondu et le stade Pullus secundus avec possibilités de nage. D'ailleurs, la durée du développement paraît être en relation avec la taille des oeufs.

- Une étude statistique des tailles respectives des embryons et des individus aux stades pulli a été réalisée.

Celles-ci sont susceptibles de variations suivant les espèces considérées et pour chacune d'elles, entre certaines limites qui ont été précisées.

Les résultats obtenus indiquent d'autre part que la croissance embryonnaire et larvaire se poursuit normalement et d'une manière uniforme,

.../...

depuis le stade oeuf jusqu'au stade Pullus secundus.

Ainsi par exemple, aux animaux qui possèdent les oeufs les plus volumineux (Anilocra physodes (L.) et Meinertia oestroides (Risso)) correspondent des embryons et des pulli de tailles relativement importantes.

- Une dernière série de recherches nous a conduit à envisager diverses questions relatives à la reproduction des Cymothoidae. C'est ainsi que nous avons d'abord précisé que l'exuviation des individus au stade pullus (exuviation intra-marsupiale) se déroule en un seul temps, contrairement à ce que l'on observe chez les animaux adultes. Une étude de la segmentation des individus aux stades Pulli nous a conduit à observer que ces animaux, soit au cours de leur existence intra-marsupiale soit à leur sortie du marsupium, possèdent déjà le septième péréionite, libre et bien visible en particulier au niveau de la face tergale. Il ne manque, en fait, que les péréiopodes de la septième paire, dont les ébauches sont seules visibles sous forme de deux masses de cellules hypodermiques indifférenciées. Enfin, quelques détails ont été précisés sur les phénomènes de la mise bas par les individus en phase sexuelle femelle gravides.

TROISIEME PARTIE :

S E X U A L I T E

&

D E V E L O P P E M E N T

- INTRODUCTION & HISTORIQUE -
=====

Parmi les Isopodes, des cas d'hermaphrodisme protérandrique sont connus chez les Flabellifères Cymothoidae avec les travaux de BULLAR (1876, 1877, 1878), de MAYER (1878), MONTALENTI (1941), LEGRAND (1950, 1952 en particulier), BOWMAN (1960, 1964), TRILLES (1964), ainsi que chez les Epicarides Cryptoniscidae ; KOSSMANN (1884), CAULLERY et MESNIL (1899, 1901), PEREZ (1900).

L'Hermaphrodisme protérandrique des Cymothoidae, mis en évidence en 1876 par BULLAR, a fait l'objet depuis lors d'un nombre très limité d'études. Et d'ailleurs, ces dernières ne concernent que deux genres : Emetha Schioedte et Meinert et Anilocra Leach. Ainsi en particulier :

En 1941, MONTALENTI étudie l'hermaphrodisme protérandrique et le développement sexuel chez Anilocra physodes (L.) surtout et également chez Emetha Audouinii (Milne Edwards). L'auteur a porté son attention sur les changements anatomiques et cytologiques accompagnant l'inversion sexuelle et cette étude conduit MONTALENTI à admettre l'existence de huit stades successifs au cours du cycle sexuel de ces Crustacés. Ajoutons à cela, comme nous l'avons déjà précisé, que les lots examinés par MONTALENTI étaient très hétérogènes, une bonne partie des individus provenant de la collection de la station zoologique de NAPLES.

En particulier en 1952, LEGRAND réalise une première étude biologique de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards à ROSCOFF. En ce qui concerne cette espèce, l'auteur distingue également plusieurs stades ou étapes successives au cours du cycle sexuel, stades qui ne diffèrent pas sensiblement de ceux définis par MONTALENTI.

Nous avons étudié plus particulièrement six espèces distinctes qu'il est inutile de rappeler. En effet, il nous a paru intéressant de déterminer le cycle sexuel et d'étudier la sexualité de ces différents parasites, car il est évident que, pour pouvoir préciser la biologie sexuelle des Cymothoidae, on ne peut raisonnablement se baser sur la seule étude d'une ou deux espèces. Des variations importantes peuvent, en effet,

.../...

exister, comme nous le verrons ci-dessous. Quoiqu'il en soit, une généralisation à partir de l'étude d'un seul type est toujours gratuite, n'ayant qu'une valeur d'hypothèse.

L'étude de la sexualité et du cycle sexuel d'un quelconque animal, et à plus forte raison s'il s'agit d'un hermaphrodite protérandrique, suppose la réalisation d'études diverses mais complémentaires. Nous les envisageons successivement.

- C H A P I T R E I -

- L E S G L A N D E S G E N I T A L E S -

L'étude des glandes génitales des Crustacés Isopodes a fait certes l'objet de nombreux travaux et de la même façon, les gonades hermaphrodites des Cymothoidae ont maintes fois été décrites, tout au moins en ce qui concerne les espèces du genre Anilocra Leach. Cependant, elles méritaient de retenir encore notre attention pour plusieurs raisons ; les principales sont évidemment d'une part, la nécessité d'une mise au point au sein de la famille (mise au point qui constitue en particulier, une première référence nécessaire pour l'étude de l'évolution des gonades au cours du cycle sexuel) et d'autre part, d'une connaissance parfaite de leur organisation et de leur physiologie.

Les gonades des Cymothoidae se différencient très tôt au cours du cycle évolutif de ces animaux. Au cours de l'évolution, elles présenteront toujours une partie mâle et une partie femelle qui, suivant le stade du cycle sexuel envisagé et l'espèce considérée, pourront être respectivement plus ou moins prépondérantes.

I) - P O S I T I O N E T M O R P H O L O G I E G E N E R A L E :

Les glandes génitales sont des organes pairs situés entièrement dans le péréion, dorsalement, entre le vaisseau médian dorsal et le tube digestif. Elles sont assez souvent contigues, et à certains endroits, au septum péricardique et aux coecums entériques. Les gonades sont rattachées aux parois du corps par de fins ligaments suspenseurs.

La partie mâle se compose de trois utricules testiculaires disposés l'un à la suite de l'autre. Ils sont arrondis ou ovalaires chez Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso) ; Il en est sensiblement de même chez Mothocya epimerica Costa ; Ils sont légèrement allongés chez Anilocra physodes (L.) mais, au contraire, très fusiformes, coniques et très acuminés antérieurement, chez

Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert. Les utricules testiculaires déversent leurs produits dans trois fins canalicules qui confluent en un canal défèrent commun qui rejoint les organes copulateurs, situés ventralement au niveau du septième péréionite.

La partie femelle des gonades est constituée par deux ovaires réniformes, aplatis au moins durant la phase mâle. Les ovaires sont reliés aux orifices génitaux femelle, situés ventralement et latéralement au niveau du cinquième péréionite, par deux oviductes. Ces derniers gagnent la partie sternale en longeant les amas des muscles obliques dorso-ventraux du cinquième segment thoracique.

Les oviductes ne se détachent pas directement du bord externe de la partie ovarienne. En effet, le canal défèrent issu des trois urnes testiculaires d'un même côté longe le bord externe de l'ovaire correspondant auquel il adhère ; A ce niveau, il est encore appelé "canal paraovarique" (MONTALENTI, 1941) et c'est depuis la partie moyenne de ce défèrent paraovarique que l'on voit se détacher l'oviducte. Cette disposition est donc différente de celle que JOHNSON (1961) a observée chez l'Isopode terrestre hermaphrodite Rhyssotoides legrandi Johnson.

Après avoir longé le bord externe de l'ovaire correspondant, chaque canal défèrent suit un court trajet libre et rectiligne avant de s'incurver pour se diriger vers le bord latéral correspondant du péréion ; A ce niveau, il se dilate en vésicule séminale qui, au moins durant la phase mâle, peut prendre un développement énorme. Au-delà, il subit une deuxième courbure et revient vers le plan médian où il atteint l'un des deux orifices génitaux mâles.

Au niveau des sixième et septième péréionites, les organes génitaux sont plus ou moins contigus, de chaque côté, à un ou deux amas de cellules qui présentent des propriétés hormonales androgènes.

Pour terminer, précisons la position exacte des différentes parties des gonades et en particulier, la relation de cette position avec la métamérisation, chez les divers Cymothoadiens étudiés ; Les observations qui suivent sont plus particulièrement relatives aux individus en phase

sexuelle mâle.

-Chez les quatre espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto), Meinertia oestroides (Risso) et Mothocya epimerica Costa, chaque gonade comprend une partie ovarienne relativement réduite, située presque entièrement dans le cinquième péréionite, mais pouvant débiter au niveau de la moitié postérieure du quatrième et se prolonger jusqu'à la partie antérieure du sixième. Les utricules, grossièrement arrondis, sont respectivement localisés : les deux utricules antérieur et médian au niveau du quatrième somite et l'utricule postérieur au niveau du cinquième.

-Chez Anilocra physodes (L.), et il en est de même chez Anilocra frontalis Milne Edwards, à la gonade hermaphrodite correspondent symétriquement : - une partie ovarienne qui s'étend depuis le tiers antérieur du cinquième péréionite jusqu'au tiers postérieur du sixième ; trois utricules, assez allongés, dont l'antérieur et le médian sont généralement localisés dans le quatrième somite du péréion et le dernier dans le cinquième.

-Chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, la gonade hermaphrodite est constituée d'une partie ovarienne allongée, s'étendant du tiers antérieur du sixième somite péréial au tiers antérieur du septième ; il y a également trois utricules coniques, de longueur équivalente, rattachés sensiblement au même niveau sur la partie antérieure de l'ovaire ; Tous les trois sont entièrement localisés dans le cinquième somite péréial et quelquefois légèrement prolongés dans la partie antérieure du sixième.

II) - STRUCTURE HISTOLOGIQUE :

A la suite des travaux de BULLAR et MAYER, MONTALENTI (1940) effectue une première étude des cellules "à noyaux gigantesques" de la gonade des Cymothoidae ; En 1941, ce même auteur étudie, d'une manière assez détaillée, la structure histologique des gonades de deux Cymothoadiens, Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Anilocra physodes (L.). En 1951, MONTEFOSCHI expose les résultats qu'il a obtenus par des recherches sur la

.../...

fonction des cellules folliculeuses et sur sa relation avec la spermatogénèse, chez Anilocra physodes (L.). Cette étude est reprise plus récemment (1966) par FAIN-MAUREL, qui apporte dans ce sens de nombreuses précisions caryologiques.

Les résultats que nous avons obtenus, et ceux des auteurs précités, nous permettent à présent une mise au point sur la structure des gonades hermaphrodites chez les Cymothoidae.

A) - La partie mâle : Les utricules testiculaires, les voies génitales mâles et les cellules glandulaires annexes :

I) - Les utricules testiculaires :

Au nombre de trois pour chaque gonade, les urnes testiculaires sont limitées par une mince membrane conjonctive externe, à noyaux peu nombreux et aplatis. Ces noyaux possèdent un unique chromocentre (FAIN-MAUREL) (1966). De l'apex de chaque utricule testiculaire se détache un filament suspenseur qui est ici purement conjonctif, et qui se rattache à la paroi du corps. A l'extérieur de la paroi conjonctive, on peut remarquer la présence de fines fibres musculaires.

Dans chaque ampoule testiculaire, on observe deux types d'éléments cellulaires :

- des cellules de la lignée germinale mâle.
- des cellules folliculeuses.

a) - Cellules germinales et spermatogénèse :

Le déroulement de la spermatogénèse a été bien étudié par MONTEFOSCHI (1951) et FAIN-MAUREL (1966) (Ce dernier auteur ayant effectué, en particulier, une étude très précise de l'évolution des noyaux au cours de la spermatogénèse).

Nous pouvons toutefois préciser que dans les utricules homologues (antérieurs, médians et postérieurs), il y a synchronisme parfait dans le déroulement de la spermatogénèse, ce qui n'est pas le cas pour les trois ampoules d'une même gonade ; la spermatogénèse est ainsi, par exemple, généralement plus avancée au niveau de l'utricule testiculaire antérieur. A l'intérieur de chaque utricule, la spermatogénèse s'effectue d'avant en ar-

rière et d'un bord à l'autre. Dans chaque ampoule, on observe généralement deux zones correspondant à deux lots de cellules germinales qui ont une évolution propre. Notons qu'à l'extrémité distale des utricules se situe un petit groupe de spermatogonies, qui paraissent correspondre "pro parte" au "méristème" que GILSON (1886) a observé chez Asellus et à la zone germinative que de nombreux auteurs ont remarqué par la suite, chez de nombreux Isopodes.

Les Spermatozoïdes des Cymothoidae sont associés en faisceaux importants ; Ils sont immobiles.

A la suite des observations de FAIN-MAUREL (1966) et de nos résultats personnels, nous pouvons rappeler la structure des éléments germinaux mâles des Cymothoidae. Les spermatozoïdes de ces parasites se présentent sous la forme d'un fouet dont la hampe, très longue généralement, représente la partie caudale et dont la lanière, filiforme ou plus ou moins renflée en massue, contient la pièce intermédiaire et le noyau. Autour de la lanière s'enroule parfois un fin filament, la cresta.

b) - Les cellules folliculeuses :

Chez les Cymothoidae, la membrane conjonctive externe des ampoules testiculaires est doublée intérieurement, en tout ou partie suivant les zones examinées, d'une couche de cellules pariétales, plus ou moins nette suivant les espèces. Le terme de cellules pariétales (GILSON, 1884) est synonyme de celui de cellules bordantes à mucus (TUZET et BESSIERE, 1951), de cellules folliculeuses (FAIN-MAUREL, 1966, en particulier) et de tissu sertolien (LEGRAND, 1955).

Ces cellules sont surtout caractéristiques chez les espèces Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbignyi Schioedte et MEinert. En effet, elles sont alors, suivant les zones gonadiques envisagées, peu nombreuses mais de grande taille, avec des noyaux relativement énormes, polyploïdes, et qualifiés par MONTALENTI, en ce qui concerne l'espèce Anilocra physodes (L.), de "noyaux gigantesques". Ils ont également été bien étudiés par MONTEFOSCHI (1951) et FAIN-MAUREL (1966).

Si chez les trois espèces précitées, le noyau des cellules folliculeuses peut atteindre des dimensions "considérables", il n'en est pas de même pour les trois parasites Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso). Chez ces parasites, ces cellules sont surtout bien visibles au niveau de la lumière, d'importance variable, contenant des spermatides ou des spermatozoïdes, et autour de laquelle elles se disposent en une couche bien délimitée.

Suivant que l'on s'adresse à des parasites "buccaux" ou à des Cymothoadiens "branchiaux" ou de "surface", on observe des tailles bien différentes en ce qui concerne les cellules folliculeuses. Ainsi par exemple, chez un individu en phase mâle de l'espèce Meinertia parallela (Otto) dont l'activité spermatogène est intense (et mesurant par exemple 6 millimètres) les noyaux des cellules pariétales mesurent en moyenne de 7 à 10 μ environ. Au contraire, chez un individu en phase mâle de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, de longueur totale II millimètres, leur taille peut atteindre 40 x 20 μ . Quelques-unes de ces cellules peuvent s'immiscer entre les éléments germinaux, se mêler aux spermatozoïdes en formation.

L'étude des cellules folliculeuses, principalement chez les Anilocres (MONTALENTI, MONTEFOSCHI et FAIN-MAUREL) a montré que celles-ci subissent des variations morphologiques cycliques qui, d'après FAIN-MAUREL (1966), témoignent de leur fonction glandulaire. En 1951, MONTEFOSCHI a précisé que le cytoplasme de ces éléments présente de grandes variations dans sa pyroninophilie. A certains stades, il contiendrait des granules d'acide ribonucléique destinés à être éliminés au voisinage des cellules germinales. Remarquons d'ailleurs que l'élaboration de grains riches en A.R.N. ne se produirait que dans les cellules folliculeuses qui coexistent avec des spermatogonies ou des spermatocytes, au stade leptotène ou pachytène. Chaque cellule folliculeuse ne poursuit qu'un seul cycle sécrétoire (FAIN-MAUREL, 1966) par onde spermatogénétique, mais au cours d'une onde, les cellules germinales reçoivent à trois reprises, au voisinage des cellules folliculeuses, un apport d'A.R.N.

.../...

- F I G U R E S 1 et 2 -

APPAREILS GENITAUX DES CYMOTHOIDAE.

Exemples : Espèces Mothocya epimerica Costa ⁽¹⁾ et Nerocila Orbigny
Schioedte et Meinert ⁽²⁾.

Vue ventrale.

a : antennules et antennes.

y : yeux.

P₁ et P₂ : péréiopodes 1 et 2.

c : coecums entériques.

s : vaisseau sanguin dorsal.

m : masses musculaires.

ut : utricules testiculaires.

ag : organes glandulaires thoraciques.

p : canal paraovarique.

vs : vésicule séminale.

cd : canal défèrent antérieur.

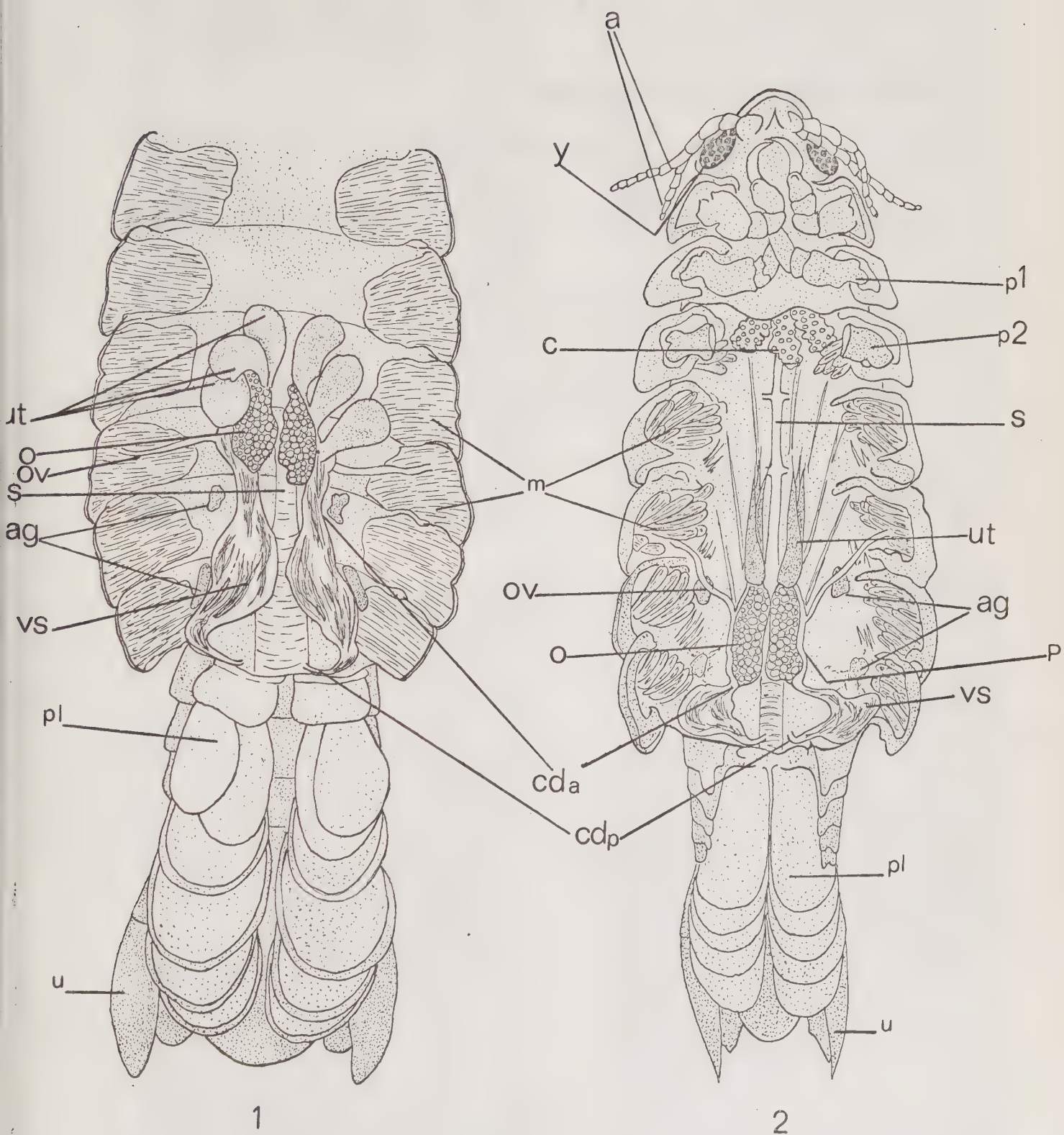
cdp : canal défèrent postérieur.

o : ovaire.

ov : oviducte.

pl : pléopodes.

u : uropodes.



- P H O T O G R A P H I E S 1 à 4 -
=====

APPAREIL GENITAL MALE DES CYMOTHOIDAE.

Exemple : - Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.

Photographie 1 : - Coupe à travers six utricules testiculaires d'un même animal.

 cinq sont seulement bien visibles sur la photographie.

Photographie 2 : - Coupe transversale au niveau de la zone à spermatozoïdes et spermatocytes.

Photographie 3 : - Coupe transversale au niveau de la zone à sperma-
 du "stade 2".

Photographie 4 : - Coupe transversale au niveau de la zone à spermatozoïdes.

ut : utricules testiculaires.

spc : spermatocytes.

spt₁ : Spermatides du "stade 1", arrondies et à chromatine périphérique.

spt₂ : Spermatides du "stade 2", ovoïdes.

spz : spermatozoïdes.

ng : noyaux gigantesques.

i : intestin.

c : coecums.

l : lanière des spermatozoïdes.

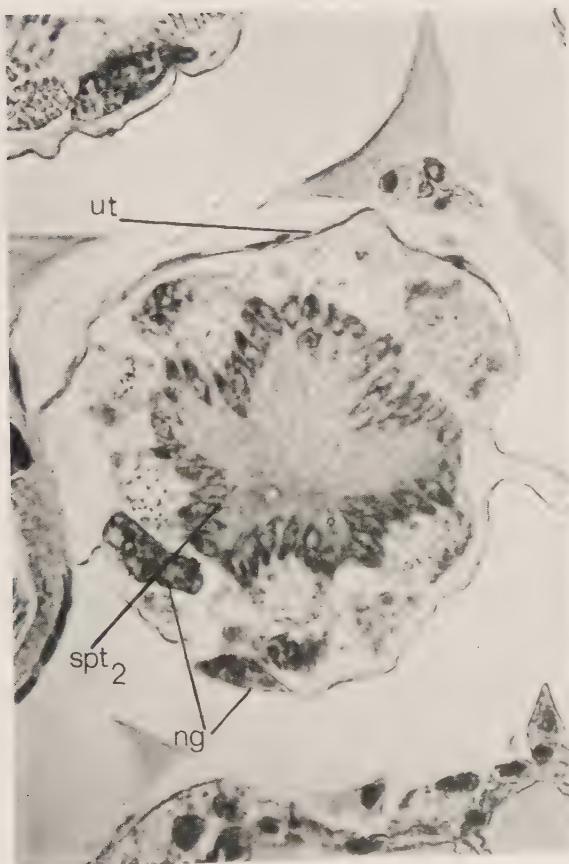
h : Hampe des spermatozoïdes.
(coupées transversalement).



1



2



3



4

Un rôle trophique et une participation active à l'induction et à la régulation des phénomènes méiotiques seraient dévolus aux cellules folliculeuses. Le cytoplasme des éléments germinaux s'enrichirait en acide ribonucléique lorsque cet A.R.N. est élaboré par les cellules folliculeuses. FAIN-MAUREL suppose que ces cellules élaborent également des mucopolysaccharides qui sont éliminés dans la lumière des utricules. Les figures que nous avons observées dans la zone des cellules bordantes, ainsi que la présence de gouttelettes réfringentes de tailles diverses entre les faisceaux de spermatozoïdes, témoignent en faveur de cette hypothèse (Photographies 7 et 8).

2) - Les voies génitales mâles :

Les faisceaux de spermatozoïdes, venant des ampoules testiculaires, passent dans les canaux défèrents. Tout le long de ceux-ci, on peut distinguer quatre régions distinctes :

- A la suite de MONTALENTI (1941), nous pouvons d'abord distinguer sous le nom de canal défèrent "paraovarique", la portion de ce conduit qui est accolée à la portion ovarienne des gonades.

- Au-delà, une portion rectiligne, légèrement oblique, de diamètre relativement faible, peut être considérée comme "canal défèrent (sensu stricto) antérieur".

- Les deux conduits symétriques, après une courbure vers les bords latéraux respectifs du péréion, augmentent énormément de diamètre et c'est cette partie renflée que nous désignons sous le terme de "vésicule séminale".

- La vésicule séminale se continue ensuite par un "canal défèrent postérieur", beaucoup plus étroit, et qui finalement pénétrera dans l'organe copulateur (pénis) correspondant.

Chez les individus en phase mâle, en activité spermatogène, des espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso), le défèrent paraovarique est généralement localisé au niveau du cinquième péréionite, le canal défèrent antérieur au niveau du sixième et la vésicule séminale plus le canal défèrent postérieur au niveau du septième segment thoracique.

Chez Mothocya epimerica Costa, le paraovarique est également situé presque entièrement dans le cinquième péréionite ; le canal défèrent antérieur est localisé à la partie antérieure du sixième et dans la moitié postérieure de ce même segment du mesosoma débute la vésicule séminale ; Celle-ci, au niveau du quart postérieur du septième péréionite, s'incurve vers l'axe de symétrie longitudinal du corps et se transforme en canal défèrent postérieur.

Chez Anilocra physodes (L.) le défèrent paraovarique est à cheval sur la moitié postérieure du péréionite cinq et la partie antérieure du segment thoracique six ; le canal défèrent antérieur est localisé au niveau de ce même segment, alors que la vésicule séminale et le canal défèrent postérieur sont situés au niveau du septième péréionite.

Chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert enfin, le défèrent paraovarique est localisé au niveau du sixième péréionite et il s'étend, dans de nombreux cas, jusqu'à la partie antérieure du septième ; Ce dernier contient à la fois la vésicule séminale et le canal défèrent postérieur.

Chez les individus en phase sexuelle mâle en particulier, on observe un accroissement énorme en diamètre du conduit génital mâle quand on passe du canal défèrent proprement dit, antérieur ou postérieur, à la vésicule séminale. Ainsi par exemple, chez un tel parasite appartenant à l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), le diamètre de la vésicule séminale oscille, dans certains cas, entre 170 et 250 μ , alors que celui du canal défèrent peut varier, dans ces conditions, entre 50 et 60 μ seulement. De la même façon, chez un Mothocya epimerica Costa, nous pouvons observer par exemple, pour la vésicule séminale, des variations comprises entre 150 et 350 μ , et pour le canal défèrent, des oscillations comprises entre 50 et 100 μ . Cette différence est encore plus accentuée dans le cas des deux espèces Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. Chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert par exemple, on peut dans certains cas mettre en évidence, pour la vésicule séminale, des diamètres avoisinant 900 μ et pour le canal défèrent, des valeurs comprises entre 150 et 200 μ .

La paroi du conduit séminal mâle se compose d'un mince endo-

thélium à noyaux de petite taille et peu nombreux. A l'extérieur, on observe la présence de fines bandelettes musculaires ; A l'intérieur de la membrane conjonctive périphérique, se situe une assise de cellules pariétales, variable suivant les espèces considérées.

Dans le cas des espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso), sous l'endothélium périphérique, on remarque l'existence d'une couche de cellules pariétales de dimensions régulières, et assez semblables aux éléments pariétaux des utricules testiculaires. Par endroits, elles sont sensiblement cubiques et c'est, en général, le cas au niveau du défèrent paraovarique ; elles peuvent, en certains endroits, être plus aplaties en fonction, semble-t-il, de la dilatation du conduit génital (vésicules séminales).

Dans le cas des espèces Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, on observe également, sous l'endothélium périphérique, une assise de cellules pariétales, mais plus grosses que chez les espèces précitées. Ces cellules sont caractéristiques car certaines présentent des phénomènes d'hypertrophie, moins poussés cependant que dans le cas des cellules à noyaux gigantesques des urnes testiculaires. De telles cellules ne sont pas uniformément réparties ; elles sont d'abord en position unilatérale quand elles existent ; Ainsi par exemple, chez un individu en phase mâle de l'espèce Mothocya epimerica Costa, elles sont généralement situées du côté externe du conduit. A ce niveau la paroi du canal défèrent est plus épaisse ; Elle peut passer de 5 μ du côté interne à 20 μ sur le bord externe, où se situent ces cellules ; la taille des noyaux peut de même varier entre 7 et 20 μ .

De tels éléments cellulaires manquent cependant à la fois au niveau du défèrent paraovarique et au niveau de la vésicule séminale.

On peut rapprocher ces formations des cellules décrites par exemple par RADU (1930) au niveau de la partie antérieure du canal défèrent d'Armadillidium vulgare, par BECKER et MANN (1938) au même niveau chez Porcellio scaber, par NICHOLS (1901-1902-1909) chez Oniscus et Idothea, par BALESDENT-MARQUET (1964) chez Asellus aquaticus (L.).

- P H O T O G R A P H I E S 5 à 8 -
=====

APPAREIL GENITAL MALE DES CYMOTHOIDAE.

Exemple : - Meinertia parallela (Otto) et Nerocila Orbigny Schioedte et
Meinert.

Photographie 5 : - Utricules testiculaires de Meinertia parallela (Otto)
Coupe transversale.

Photographie 6 : - Utricules testiculaires de Meinertia parallela (Otto)
Coupe transversale à un autre niveau.

Photographie 7 : - Utricules testiculaires des Nerocila Orbigny Schioedte
et Meinert.
Coupe transversale.

Photographie 8 : - Canal défèrent antérieur de Meinertia parallela (Otto)
Coupe transversale.

ut : utricule testiculaire.

cb : cellules bordantes.

spt₂ : Spermatides du "stade 2".

c : coecums.

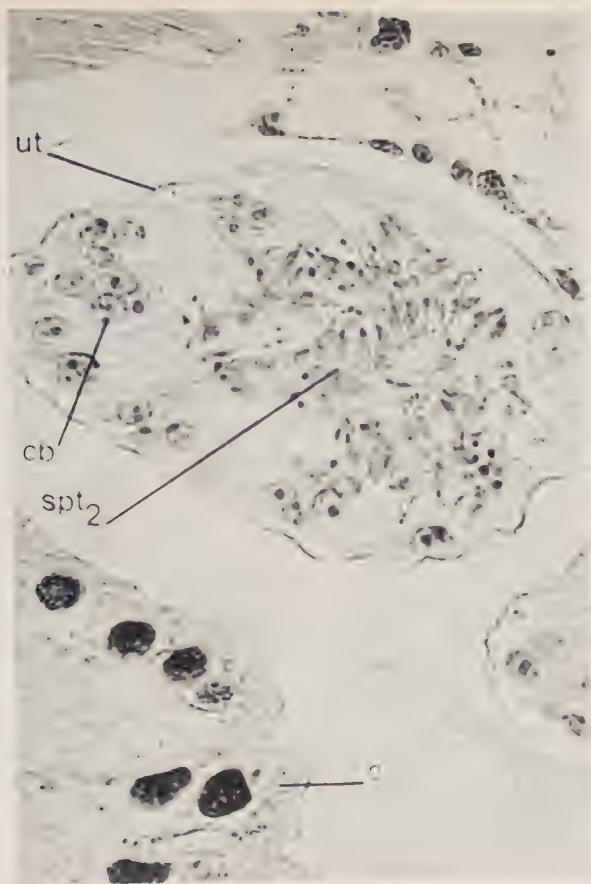
spz : spermatozoïdes.

ng : noyaux gigantesques.

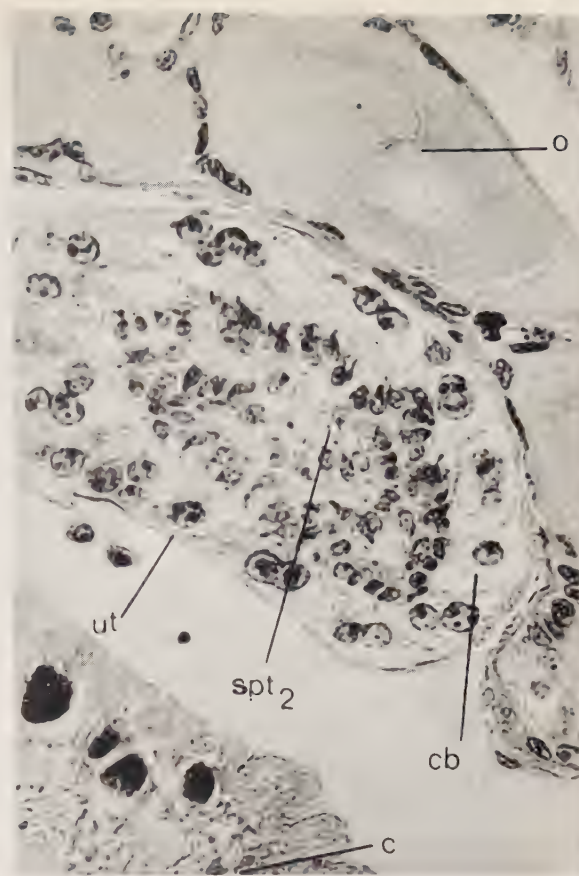
gr : granulations réfringentes.

cd : canal défèrent antérieur.

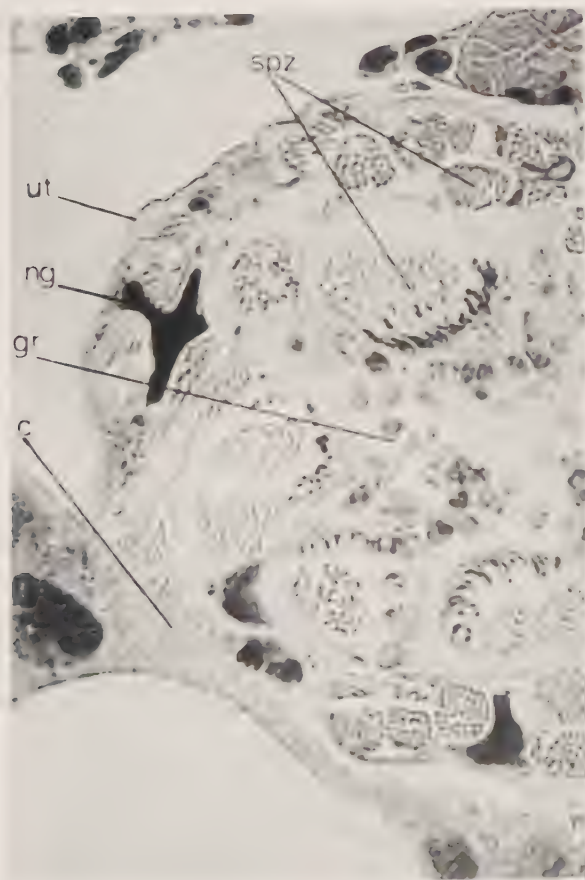
o : ovaire.



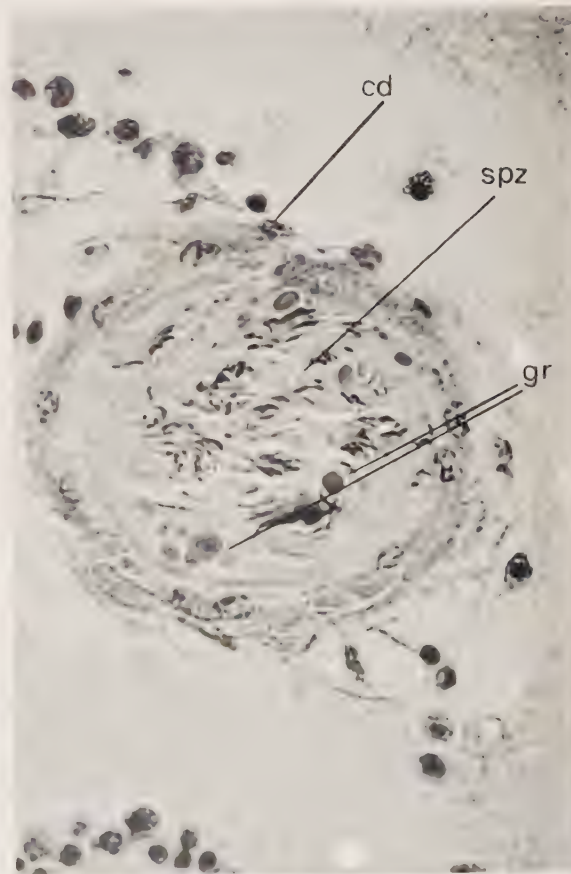
5



6



7



8

La partie tout à fait terminale des canaux défèrents, juste avant le débouché dans les organes copulateurs, est formé d'un épithélium à cellules très régulières ; Ces noyaux mesurent, par exemple, de 4 à 6 μ environ pour un individu en phase sexuelle mâle, de longueur totale 5 millimètres, de l'espèce Mothocya epimerica Costa. Le canal défèrent postérieur est en outre, dans sa portion distale, doublé intérieurement par une mince couche cuticulaire qui provient d'un réfléchissement de la cuticule sternale au niveau des organes copulateurs.

3) - Les amas glandulaires annexes :

Dans le voisinage des conduits génitaux mâles (canal défèrent antérieur, canal défèrent postérieur et vésicule séminale) se logent des formations cellulaires auxquelles les expériences nous permettent d'attribuer, entre autres, une fonction hormonale androgène.

Le long d'une portion du canal défèrent antérieur et de la vésicule séminale, on trouve généralement accolés à ces derniers, un ou deux amas cellulaires principaux. Nous verrons, au cours d'une étude plus détaillée de ces formations, que l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert (ainsi d'ailleurs que l'espèce Nerocila bivittata (Risso)) présente une variation nette à cette disposition, en ce sens que chez ce parasite, un amas cellulaire identique est accolée dorsalement à l'oviducte.

Chez les Cymothoidae on observe fréquemment, en plus des formations précitées et en position non constante, mais le plus souvent au niveau du canal défèrent postérieur, des groupements bien moins importants de cellules identiques.

Ces cellules possèdent un cytoplasme peu abondant et assez basophile. Les Noyaux qui peuvent, dans certains cas, être relativement polymorphes, sont en général subcirculaires ou ovalaires, de taille variable. Ainsi, chez un individu en phase sexuelle mâle de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert par exemple, et de longueur totale 11 millimètres, les noyaux, riches en chromatine, mesurent de 7 à 10 μ .

Ces formations seront étudiées d'une manière plus précise dans la quatrième partie.

B) - La partie femelle : les Ovaires, les voies génitales femelles :

I) - Les Ovaires :

Nous ne reviendrons pas sur la position respective de ces organes chez les différentes espèces envisagées, sinon pour remarquer, comme nous le verrons par la suite, que chez les individus en phase sexuelle femelle de l'espèce Mothocya epimerica Costa, les ovaires prennent un développement énorme du côté ventral de l'animal.

Au nombre de deux pour chaque individu, ils sont limités extérieurement par un conjonctif lâche et on peut observer également quelques fibres musculaires, en particulier au niveau du défèrent paraovarique. A l'intérieur de ce revêtement conjonctivo-musculaire, on distingue une deuxième paroi, faiblement élastique puisqu'elle se plisse après la ponte. Les noyaux en sont rares et aplatis.

Précisons également qu'au cours du développement, les ovaires changent de forme : d'abord monostrates en lames simples, aplatis, ils présentent ensuite une structure sacciforme provenant principalement d'un re-
flexissement de la lame ovarienne primordiale vers le défèrent paraovarique. Enfin, autour des ovaires et plus particulièrement en période de vitello-génèse, on observe un tissu adipeux abondant et des cellules sanguines.

L'intérieur de chaque ovaire est occupé par :

- des cellules de la lignée germinale.
- des cellules folliculeuses.

a) - La lignée germinale :

Les ovaires présentent une disposition des cellules germinales comparable à celle des utricules testiculaires. De même que la spermatogénèse, l'ovogénèse s'effectue du bord externe de l'ovaire (du côté du défèrent paraovarique) au bord interne (du côté du plan de symétrie de l'animal). L'évolution des ovogonies s'effectue en direction centripète. La zone germinative de l'ovaire longe le défèrent paraovarique. Dans le cas d'ovaires bien développés, elle peut s'étendre également sur le bord proximal et distal de l'organe. Au delà et vers l'intérieur de l'ovaire, les

ovocytes s'échelonnent selon leur taille. Au niveau de la zone de jonction entre paraovarique et bandelette germinative, il est souvent difficile de distinguer exactement les éléments des deux territoires.

Certains aspects de l'ovogénèse chez les Cymothoidae ont été bien étudiés, d'abord par MONTEFOSCHI (1952) chez Anilocra physodes (L.), par FAIN-MAUREL plus récemment (1966) chez plusieurs espèces distinctes. MONTEFOSCHI a principalement étudié le métabolisme des acides nucléiques au cours de l'ovogénèse d'Anilocra physodes (L.), FAIN-MAUREL l'évolution des noyaux.

Nous ne faisons donc que rappeler succinctement les principaux résultats obtenus par ces deux auteurs :

- Les variations de la teneur en acide ribonucléique du cytoplasme, aux différents stades de la croissance de l'ovocyte, dépendent étroitement (MONTEFOSCHI, 1952), chez Anilocra physodes (L.), de la dynamique physiologique du nucléole et sont en rapport avec la vitellogénèse. Ces variations existent chez tous les Cymothoidae (FAIN-MAUREL, 1966) et l'auteur les décrit de la façon suivante :

- Le nucléole primaire des ovocytes chez ces animaux prend naissance au sein du chromocentre, devient ensuite autonome et à ce moment là, il renferme des inclusions desoxyribonucléiques ; de nombreux "amphinucléoles" sont élaborés au contact des chromosomes plumeux. Nous savons que ces derniers ont été signalés, pour la première fois, dans les ovocytes d'"Anilocra mediterranea" par CALLAN (1957). Les amphinucléoles disparaissent en fin de vitellogénèse, tandis que le nucléole primaire se vacuolise (Ph. 15), mais persiste. Ce dernier subit un bourgeonnement intense dans les ovocytes, lors des nouvelles poussées ovogénétiques suivant la ponte.

- Depuis le début de la prophase méiotique jusqu'au stade pachytène, la pyroninophilie du cytoplasme augmente progressivement en rapport probablement avec la lyse des nucléoles accessoires et avec la forte activité anabolique du nucléole principal qui adhère alors à la membrane nucléaire.

- Au cours de l'auxocytose, le cytoplasme est dans son ensemble assez for-

- PHOTOGRAPHIES 9 à 12 :

APPAREILS GENITAUX DES CYMOTHOIDAE.

La partie génitale femelle.

Exemple :- Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert et Meinertia parallela (Otto).

Photographie 9 :- Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Coupe transversale au niveau de deux ovaires et de deux utricules testiculaires.

Photographie 10 :- Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Coupe transversale au niveau de l'un des ovaires et d'un utricule testiculaire dans la zone à spermatides.

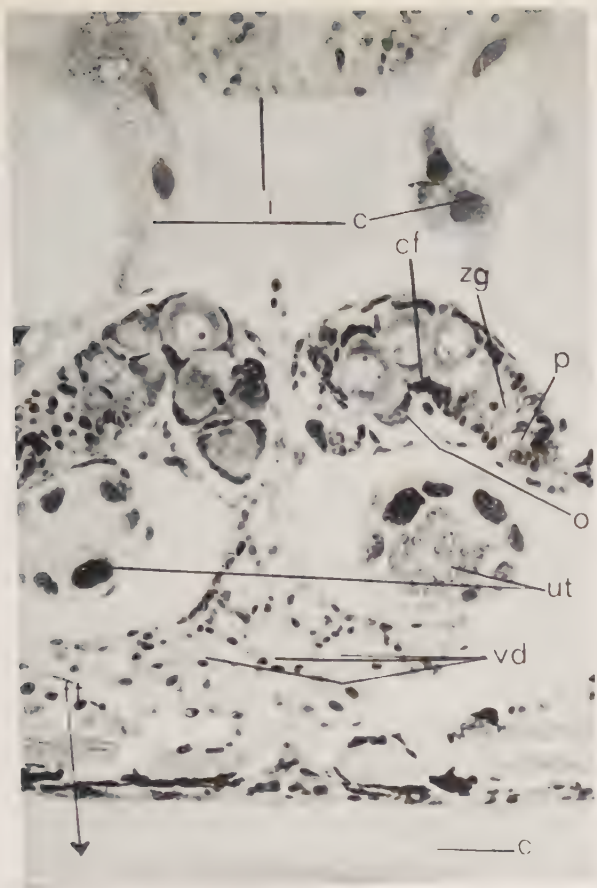
Photographie 11 :- Meinertia parallela (Otto).

Coupe transversale au niveau de l'un des deux ovaires et d'une portion de l'oviducte correspondant.

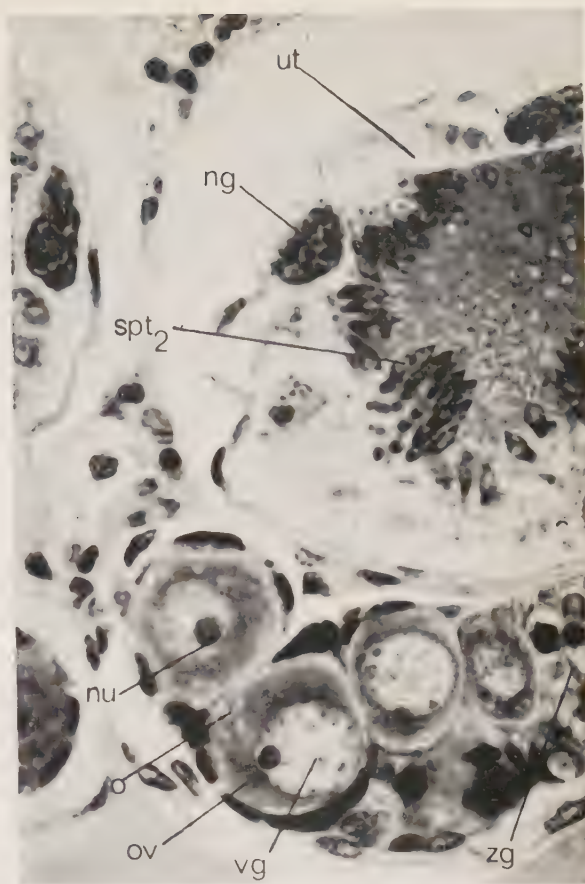
Photographie 12 :- Meinertia parallela (Otto).

Coupe transversale au niveau de l'un des deux ovaires et d'une portion de l'oviducte correspondant.

- i : Intestin.
- c : Coecums.
- cf : Cellules folliculeuses.
- zg : Zone germinative femelle.
- p : défèrent paraovarique.
- o : Ovaire.
- ut : Utricules testiculaires.
- vd : Vaisseau sanguin dorsal.
- c : Cuticule.
- ft : face tergale.
- spt₂ : Spermatide du "stade 2".
- ng : noyaux gigantesques.
- nu : Nucléole.
- ov : ovocytes.
- vg : vésicule germinative.
- ovd : oviducte.



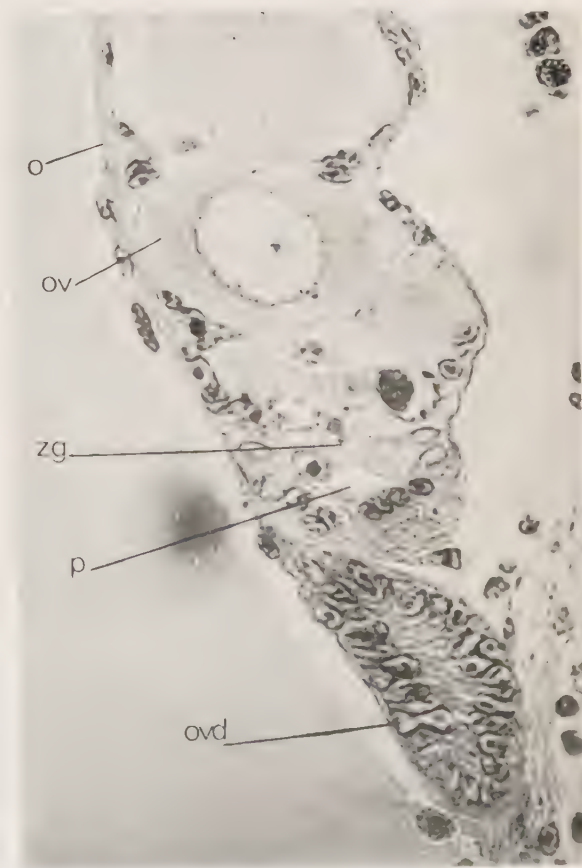
9



10



11



12

tement pyroninophile. Durant cette phase, les protéines spécifiques de la cellule sont synthétisées. Le nucléole principal fortement pyroninophile bourgeonne alors et émet des nucléoles secondaires qui se lysent au sein du caryoplasme. Auprès des chromosomes "en goupillon", les sphérules pyroninophiles sont petites et peu nombreuses.

- En fin d'auxocytose, le cytoplasme périnucléaire devient basophile. La vitellogénèse s'annonce, précédée par la fonte dans le caryoplasme des nucléolites élaborés par les chromosomes "en goupillon", par la baisse du taux d'acide ribonucléique dans le nucléole et l'apparition du matériel pyroninophile granuleux dans la caryolymphe. Ce matériel diffuse à travers la membrane nucléaire tandis que simultanément se produit une contraction du noyau qui atteint son maximum en fin de vitellogénèse. La vitellogénèse débute dans la région corticale de l'oeuf et progresse de façon centripète. Dans le cortex de l'ovocyte, l'accumulation progressive de l'acide ribonucléique qui diffuse du noyau s'observe aisément. Le halo basophile périnucléaire s'estompe dans le cytoplasme, et la basophilie réapparaît dans la zone périphérique de la cellule. Les ovocytes en fin de vitellogénèse contiennent un noyau contracté à nucléoplasme dense et au sein duquel les chromosomes et le chromocentre perdent leur positivité à la réaction nucléale de feulgen. Remarquons, en outre, que dans les ovocytes diploténiques de ces animaux, les chromosomes du type "plumeux" confèrent, par leur morphologie, une véritable carte d'identité aux différentes espèces et plutôt aux différents genres. "Les critères morphologiques des ovocytes, au même titre que les caryotypes ou la structure des spermatozoïdes, constituent des critères utiles permettant de confirmer les déterminations spécifiques". (FAIN-MAUREL, 1966).

Ainsi, les ovocytes de l'espèce Anilocra physodes (L.), sont caractérisés par la présence d'un chromocentre fortement chromatique, qui persiste du stade leptotène au stade d'ovocyte mûr, riche en enclaves vitellines. A tous les stades précoces de l'ovogénèse, les chromosomes sont tenus, fortement despiralisés. Les barbules des chromosomes plumeux n'apparaissent que tardivement et témoignent d'une faible extension (FAIN-MAUREL, 1966).

.../...

A l'examen d'un ovaire d'Anilocra frontalis Milne Edwards au contraire, on remarque l'absence de chromocentre dans les ovocytes. En réalité, les centromères des chromosomes diploténiques convergent bien vers une masse hétérochromatique, mais celle-ci, de taille toujours réduite, disparaît très tôt au cours du développement. Ce cas semble correspondre également à l'espèce Mothocya epimerica Costa, que nous avons également examinée.

En ce qui concerne les ovocytes de Nerocila, les chromosomes plumeux, bien individualisés, ne contiennent pas de chromocentre. Les axes chromonématiques montrent une spiralisation très nettement visible. Les barbules sont toujours très courtes et épaisses.

Au contraire, les jeunes ovocytes de Meinertia oestroides (Risso) offrent des aspects particuliers qui les singularisent nettement de ceux des autres Cymothoidae. Les chromosomes sont très fortement condensés, constituant autant d'amas Feulgen positif. Les images ne diffèrent guère dans les ovocytes qui ont poursuivi leur accroissement. On n'observe donc jamais, chez Meinertia oestroides (Risso), de chromosomes plumeux répondant au schéma classique et ceci qu'elle que soit la phase évolutive de l'ovogénèse. Des images analogues s'observent dans le cas des espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto), que nous avons également examinées. (Ph. 13 à 16).

b) - Les cellules folliculeuses :

Accompagnant les éléments de la lignée germinale femelle chez les Cymothoidae, on reconnaît deux sortes de cellules : des cellules protectrices, semblables à celles décrites par BALESDENT-MARQUET (1964) chez les individus femelles de l'espèce Asellus aquaticus (L.), et des cellules folliculeuses.

Rappelons que ces dernières ont été définies, chez les Peracarides, par VANDEL (1925), de la façon suivante : "les ovules sont entourés par une couche de cellules aplaties, fournies par le germigène et qui représentent les cellules folliculaires. Elles disparaissent quand

l'ovule a atteint son complet développement".

Ces éléments ont été tout récemment l'objet de recherches très précises de la part de FAIN-MAUREL (1966). A la suite de l'auteur précité, il est utile de rappeler que ces éléments, qui sont des cellules à noyaux diploïdes, présentent une structure variable en fonction de leur localisation et suivant qu'elles entourent les ovogonies ou revêtent les ovocytes. Les cellules folliculeuses qui se trouvent dans la zone goniale possèdent un noyau relativement important, pourvu d'un chromocentre et d'un ou de deux nucléoles ; Au contraire, celles qui entourent les ovocytes contiennent un noyau aplati dans lequel une masse pyroninophile se substitue au chromocentre ; Les chromosomes y sont condensés et épais, de forme irrégulière.

D'après l'auteur, ces caractères différentiels indiqueraient une activité prédominante des cellules qui entourent les ovogonies.

2) - Les voies génitales femelles :

Les oviductes, qui se détachent de la gonade au niveau de la partie médiane des déférents paraovariques, débouchent à l'extérieur, au moins chez les individus en phase sexuelle femelle, au niveau du cinquième segment du mesosoma ; ceci infirme d'ailleurs, par la même, les indications de SZIDAT (1965) dans le cas de l'espèce Meinertia gaudichaudii (Milne Edwards).

La paroi du conduit génital femelle comprend, de l'extérieur vers l'intérieur, une mince membrane conjonctive revêtue d'une assise de cellules pariétales aplaties ; Il convient toutefois de remarquer qu'au niveau de l'origine du conduit, chez les individus en phase sexuelle ♀, se situe une zone où les cellules sont plus hautes, sensiblement cylindriques ; leur cytoplasme est vacuolisé. Ces cellules qui correspondent à celles déjà observées par MONTALENTI, en 1941, chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Anilocra physodes (L.), assument probablement une fonction mécanique.

Signalons encore qu'au niveau des orifices génitaux femelles, l'exosquelette pénètre à l'intérieur des oviductes.

.../...

- P H O T O G R A P H I E S 13 à 16 -
=====

APPAREILS GENITAUX FEMELLES DES CYMOTHOIDAE.

Exemple : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert et Meinertia parallela
(Otto).

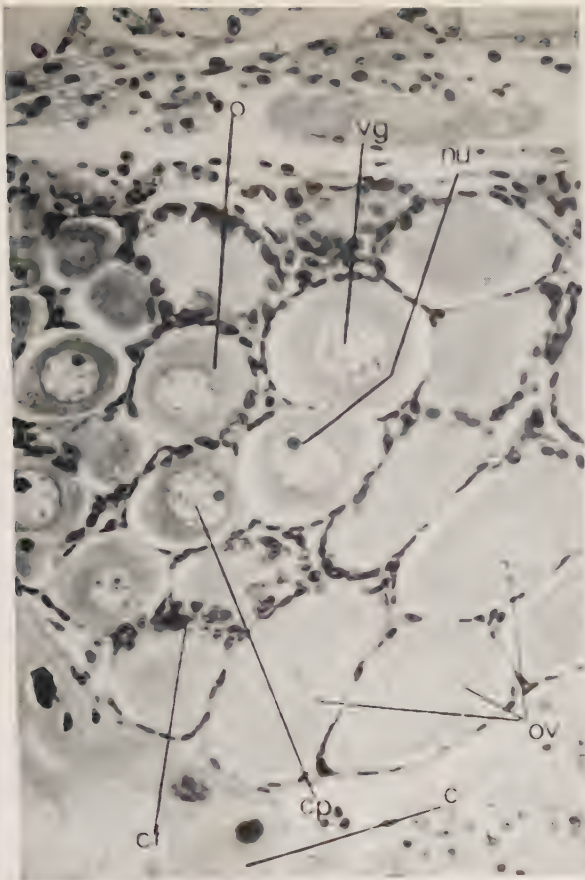
Photographie 13 : - Coupe transversale d'un ovaire de Nerocila Orbignyi
Schioedte et Meinert.

Photographie 14 : - Coupe transversale plus agrandie d'un ovaire de
Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Photographie 15 : - Coupe transversale d'une gonade de Meinertia parallela
(Otto).

Photographie 16 : - Coupe transversale d'une gonade de Meinertia oestroides
(Risso).

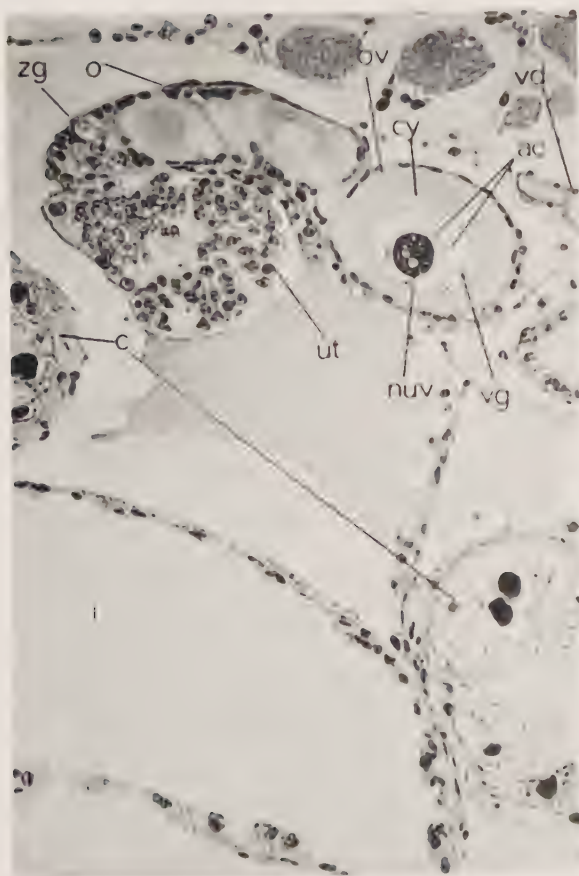
O : Ovaire.
vg : vésicule germinative.
nu : nucléole.
ov : ovocytes.
cp : chromosomes plumeux.
cf : cellules folliculeuses.
c : coecums entériques.
cyv : cytoplasme montrant un début de vitellogénèse.
zg : zone germinative.
ac : amas chromatiques.
vd : vaisseau sanguin dorsal.
nuv : nucléole vacuolaire.
ut : utricules testiculaires.



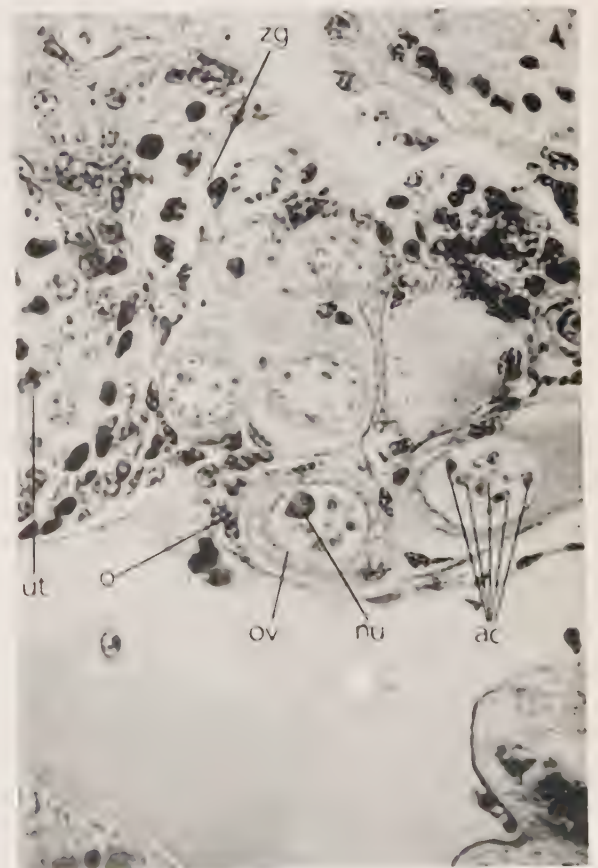
13



14



15



16

- C H A P I T R E II -

- LES CARACTERES SEXUELS EXTERNES -

Il existe chez les Cymothoadiens des différences morphologiques entre les différentes espèces, mais aussi, entre les individus en phase sexuelle mâle et les individus en phase sexuelle femelle appartenant à une même espèce. Ce sont ces différences que nous désignons sous le terme général de "caractères sexuels externes" en opposition aux caractères sexuels internes, c'est à dire aux glandes génitales et aux tractus génitaux.

Certains de ces caractères ont déjà été précisés morphologiquement par MONTALENTI (1941), chez les deux espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Anilocra physodes (L.), sous le terme de caractères sexuels secondaires.

Chez les Cymothoidae retenus, l'étude de ces caractères doit raisonnablement accompagner l'étude des gonades. Mais nous n'avons pas pû distinguer valablement, au sein de l'ensemble des caractères sexuels externes et à la suite des observations de BALESDENT-MARQUET (1964) chez Asellus aquaticus (L.), d'abord les variants sexuels, l'appareil génital mâle ensuite et enfin les caractères femelles. Ainsi par exemple, certains caractères appartenant à l'un ou l'autre des appareils génitaux, tel l'appendix masculina, ont suivant les espèces l'allure de variants sexuels.

Nous nous bornons donc pour l'instant à préciser, et sans distinction terminologique, les principaux caractères sexuels externes existant chez les Cymothoadiens et qui se rapportent respectivement :

- aux proportions du corps
- aux organes génitaux externes
- à l'ornementation de divers appendices
- à l'appendix masculina
- à la structure des maxillipèdes
- aux lamelles incubatrices ou oostégites
- etc.....

.../...

I) - PROPORTIONS DU CORPS :

A) - Chez les Cymothoidae, une étude de la taille, longueur totale des individus, peut déjà représenter une approximation satisfaisante pour la détermination des stades sexuels. Les individus en phase sexuelle femelle atteignent en effet, et dans la majorité des cas, des tailles maximales nettement supérieures à celles des individus en phase mâle. C'est ce que montrent en particulier des études effectuées dans ce sens chez les espèces retenues.

- Ainsi par exemple, si dans le cas de l'espèce Emetha Adouinii (Milne Edwards), la taille des individus en phase mâle varie, suivant le degré d'évolution, de 4 à 8 millimètres environ en ce qui concerne la longueur totale, celles des individus en phase femelle oscillent entre 10 et 20 millimètres. Pour cette espèce et pour les individus en phase sexuelle mâle, l'optimum de fréquence correspond à la taille de 7 millimètres ; cette valeur est de 16 millimètres pour les individus en phase femelle.

- Chez Meinertia parallela (Otto), durant la phase mâle, les individus mesurent de 4 à 10 millimètres environ, tandis que les tailles des individus en phase femelle varient entre 13 et 29 millimètres. Dans ce cas comme dans celui de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), on remarque des optima de fréquence, variables suivant le stade sexuel des individus, et correspondant à 9 millimètres pour les individus en phase mâle et 21 millimètres pour les individus en phase femelle.

- Dans le cas de l'espèce Meinertia oestroides (Risso), les résultats sont sensiblement superposables à ceux concernant l'espèce précédente ; si la variation de la taille des individus en phase mâle peut s'étendre de 4 à 9 millimètres, les individus en phase femelle présentent des variations possibles de la longueur totale comprises entre 12 et 26 millimètres en moyenne. En ce qui concerne les premiers, l'optimum de fréquence correspondant se situe pour des valeurs avoisinant 8 millimètres pour la longueur totale ; cette valeur est de 21 millimètres dans le cas des individus en phase sexuelle femelle.

- En ce qui concerne l'espèce Anilocra physodes (L.), les différences entre les tailles maximales atteintes par les individus en phase sexuelle mâle d'une part, en phase sexuelle femelle d'autre part, sont également relativement importantes, les valeurs de la longueur totale oscillant entre 10 et 33/37 millimètres pour les premiers, entre 19 et 49/50 millimètres pour les seconds. L'optimum de fréquence pour les individus en phase sexuelle mâle correspond à 21 millimètres, et pour les individus en phase femelle à 34 millimètres.

- Dans le cas de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, on observe de la même façon une nette différence puisque les individus en phase sexuelle mâle voient leurs tailles varier entre 10 et 14 millimètres, tandis que dans le cas des individus en phase sexuelle femelle elles oscillent entre 19 et 30 millimètres. Les optima de fréquence correspondent respectivement à des valeurs, pour la longueur totale, égales à 12 et 19 millimètres.

Pour l'ensemble des six espèces étudiées on remarque que, seulement dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa, la différence n'est pas significative entre les tailles respectives des individus en phase mâle et en phase femelle. En effet, si les premières varient de 3 à 9 millimètres, celles des seconds oscillent entre 4 et 11 millimètres. Cet ordre de fait paraît principalement imputable, d'abord à la faiblesse de la taille spécifique de ce parasite, ensuite à la courbure asymétrique du corps des individus en phase sexuelle femelle. Les optima de fréquences correspondent à la même valeur pour les individus en phase mâle et pour ceux qui parcourent la phase sexuelle femelle, soit 7 millimètres.

Toutefois, si les données résultant de l'étude des tailles maximales constituent, dans la grande majorité des cas, un critère satisfaisant pour la distinction des stades sexuels chez les Cymothoadiens, il n'en reste pas moins qu'il ne s'agit pas là des caractères métriques les plus intéressants et les plus souvent utilisés. En effet, il existe des critères bien plus intéressants et qui se ramènent, en particulier, à l'étude de certaines variations dans les diverses proportions du corps.

Parmi celles-ci il faut noter, en premier lieu, l'étude de la croissance en largeur.

B) - Croissance en largeur - Indice de féminité :

1) - Généralités :

Si au cours de l'évolution sexuelle des Cymothoidae on constate, dans la majorité des cas, et comme nous venons de le préciser, un accroissement net de la longueur totale des animaux (ce qui permet, en première approximation, de distinguer les individus en phase mâle de ceux qui parcourent la phase femelle), l'étude des diverses proportions du corps, et en particulier de la croissance en largeur, fournit des données qui généralement sont bien plus précises.

Au cours de l'inversion sexuelle, on constate que les individus subissent, pour la grande majorité des espèces, un accroissement très net en largeur, et que si la longueur totale des animaux augmente également sensiblement au cours des mues successives, le rapport existant entre les différentes valeurs de la longueur totale d'une part, de la largeur d'autre part, change généralement nettement quand on passe de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle.

Chez les deux espèces Anilocra physodes (L.) et Emetha Audouinii (Milne Edwards), MONTALENTI, en 1941, a convenu qu'il était possible de traduire ces observations empiriques sous forme statistique en étudiant les variations du rapport $1 = 100 \frac{l}{L}$, auquel l'auteur attribua la dénomination d'indice de féminité. Dans ce rapport, l : représente la largeur maximale du corps pour un individu donné et généralement estimée au niveau du cinquième péréionite ; L : correspond à la longueur totale de l'extrémité antérieure du céphalon à l'extrémité distale du corps.

Il est bien évident, comme l'a déjà fait remarquer LEGRAND (1952), qu'il aurait été souhaitable que MONTALENTI ait utilisé plutôt le terme d'"indice sexuel" pour désigner cette variable, car elle permet de distinguer aussi bien les individus en phase mâle que les individus en phase femelle. Néanmoins, à la suite de MONTALENTI, nous utilisons

encore le terme "Indice de féminité" pour ne pas apporter de remaniements terminologiques inutiles.

Les variations de la valeur de l'indice de féminité ont été successivement et principalement étudiées par MONTALENTI (1941) chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Anilocra physodes (L.) et par LEGRAND (1952) chez Anilocra frontalis (Milne Edwards).

En ce qui concerne d'abord l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), MONTALENTI a étudié les variations du rapport I sur une population globale comprenant 153 individus dont 71 furent déterminés par l'auteur comme étant en phase mâle et 69 en phase femelle ; 13 individus se trouvaient en phase de transition. L'examen de cette population a permis à MONTALENTI d'obtenir les valeurs suivantes, en ce qui concerne l'indice de féminité, et respectivement pour les individus en phase mâle et les individus en phase femelle :

- Individus en phase sexuelle mâle : Valeur moyenne pour I : $39,52 \pm 0,388$.

- Individus en phase sexuelle femelle : Valeur moyenne pour I : $43,17 \pm 0,126$.

La comparaison de ces deux moyennes et l'étude de leur différence permet également à l'auteur de conclure qu'elle est significative, soit :

$$43,17 - 39,52 = 3,65 \pm 0,408.$$

Des recherches dans le même sens ont permis à MONTALENTI d'étudier les variations du rapport I chez Anilocra physodes (L.) . La population examinée par l'auteur, très hétérogène d'ailleurs, comprenait 525 individus au total, se répartissant en 248 individus en phase mâle et 277 individus en phase femelle. Dans ce deuxième cas, les valeurs correspondantes trouvées par l'auteur sont respectivement :

- Individus en phase sexuelle mâle : Valeur moyenne pour I : $31,78 \pm 0,147$.

- Individus en phase sexuelle femelle : Valeur moyenne pour I : $44,24 \pm 0,174$.

Pour cette deuxième espèce, la différence entre les deux moyennes est encore significative soit :

$$44,24 - 31,78 = 12,46 \pm 0,228.$$

Par la suite, MONTALENTI (1948) indiqua encore quelques valeurs pour d'autres espèces, mais correspondant souvent à des lots très faibles.

En 1952, LEGRAND reprend une étude similaire sur les Anilocres de ROSCOFF et les résultats obtenus par LEGRAND sont repris en 1966 par JUCHAULT. L'étude du premier porte sur 466 individus récoltés à Roscoff en 1949, donc sur un lot très homogène. Elle permet en particulier à LEGRAND de conclure que les individus en phase mâle offrent des valeurs de I comprises entre 27 et 34 pour l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards ; chez les individus en phase femelle au contraire, I varie de 42 à 50.

Les résultats obtenus par les deux auteurs précités démontrent aisément que l'étude des variations de la valeur du rapport I constitue une bonne indication pour la distinction des stades sexuels chez les Cymothoidae.

Nous avons poursuivi des études chez les six espèces retenues. Pour cela nous avons d'abord recherché qu'elles pouvaient être, en fonction du stade sexuel, l'amplitude des variations du rapport I ainsi que les classes ou valeurs limites. La valeur de l'indice moyen (I_m) a été calculée pour chacun des stades mâles et femelles et chacun des parasites ; la différence I_m mâle - I_m femelle a été étudiée ; Cette étude nous a par conséquent conduit à rechercher, dans tous les cas, si cette différence est significative, ce qui revient à estimer pour chaque espèce la validité d'emploi de cette variable. Pour ce faire, nous avons conduit les calculs sur la base des indications fournies par L'HERITIER (1949), LAMOTTE (1957) et SCHWARTZ (1963) et que nous pouvons rappeler succinctement :

En présence de deux séries de mesures concernant respectivement deux variables, X et Y par exemple, et dans le cas où l'on veut estimer si leurs moyennes respectives sont différentes, la variance de X

étant $\frac{\sigma_x^2}{n_1}$, celle de Y, $\frac{\sigma_y^2}{n_2}$, celle de la différence $\bar{X} - \bar{Y}$ est $\frac{\sigma_x^2}{n_1} + \frac{\sigma_y^2}{n_2}$
.../...

c'est à dire si les deux variances sont les mêmes : $\sigma^2 \left(\frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2} \right)$
 Le calcul de l'estimée S de la valeur de σ permet de calculer l'écart type de la différence $\bar{X} - \bar{Y}$ soit $S \sqrt{\frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2}}$

2) - Résultats obtenus :

a) - Emetha Audouinii (Milne Edwards) :

Les recherches ont été poursuivies sur un lot global comprenant 1512 individus dont 477 étaient en phase sexuelle mâle et 1035 en phase femelle.

Les résultats expérimentaux obtenus ont été regroupés dans le tableau 7 et le graphique XXV///.

TABEAU 7 : Emetha Audouinii (Milne Edwards) : Variations de l'indice de féminité chez les individus en phase mâle et en phase femelle (valeurs expérimentales regroupées par classes).

I : Différentes valeurs de I : $100 \frac{1}{L}$

f : Fréquences.

Individus en phase mâle :												Individus en phase femelle :											
I	f	I	f	I	f	I	f	I	f	I	f	I	f	I	f	I	f	I	f	I	f	I	f
21	3	37	72	25	3	34	18	42	81	53	15												
25	9	40	51	26	3	35	36	43	114	54	3												
28	3	41	24	27	6	36	27	44	69	55	3												
30	48	43	51	29	33	37	57	45	27														
31	42	44	6	30	33	38	87	46	78														
33	75	47	6	31	9	39	39	47	27														
35	69	50	3	32	6	40	81	50	63														
36	15			33	33	41	102	52	9														
N ₁ = 477 :												N ₂ = 1035											

- Dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), les variations de la valeur de l'indice de féminité I sont respectivement comprises :

- Pour les individus en phase mâle, entre deux valeurs limites qui sont 21 et 50, soit une amplitude de variations égale à 29 environ.

- Pour les individus en phase femelle, entre les deux valeurs limites 25 et 55 soit avec une amplitude possible égale à 30.

Nous avons calculé, pour chacune des phases sexuelles envisagées, la valeur moyenne vraie de l'indice de féminité. Les résultats obtenus sont les suivants :

Im Mâle : 36,018 pour les individus en phase mâle.

Im femelle : 40,96 pour les individus en phase femelle.

Le calcul de l'estimée S de la valeur σ donne dans ce cas : $S = 5,20$. L'écart type de la différence entre les deux moyennes, soit $40,96 - 36,018 = 4,942$, est donc égal à $S \sqrt{\frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2}} = 0,291$.

La différence Im Femelle - Im Mâle est donc significative :

$$\text{Im Femelle} - \text{Im Mâle} = 4,942 \pm 0,291.$$

=====

En particulier, nous pouvons remarquer que les résultats obtenus diffèrent sensiblement de ceux trouvés par MONTALENTI (1941) ; Ceci est certainement imputable à la différence dans l'importance des populations examinées. Il y a lieu de remarquer également que ces deux lots procèdent d'origines distinctes.

b) - Meinertia parallela (Otto) :

La population examinée comportait 855 individus dont 273 en phase mâle et 582 en phase femelle (Graphique XXIX et Tableau 8).

TABLEAU 8 : Meinertia parallela (Otto) : Variations de l'indice de féminité chez les individus en phase mâle et en phase femelle (Valeurs regroupées par classes).

i : Différentes valeurs de I : $100 \frac{1}{L}$

f : Fréquences.

Individus en phase Mâle						:	Individus en phase Femelle							
I	:	f	:	I	:	f	:	I	:	f	:	I	:	f
22	:	9	:	31	:	9	:	23	:	3	:	31	:	84
23	:	3	:	32	:	18	:	25	:	3	:	32	:	60
25	:	45	:	33	:	9	:	26	:	3	:	33	:	66
27	:	72	:	35	:	9	:	27	:	36	:	34	:	30
28	:	18	:	37	:	9	:	28	:	63	:	35	:	57
29	:	30	:	40	:	6	:	29	:	12	:	36	:	18
30	:	33	:		:		:	30	:	132	:	37	:	3
	:		:		:		:		:		:	38	:	9
	:		:		:		:		:		:	40	:	3
N ₁ = 273						:	N ₂ = 582							

- Chez Meinertia parallela (Otto), les valeurs de l'indice de féminité I sont comprises entre 22 et 40 dans le cas des individus en phase mâle soit avec une amplitude de variations égale à 18, entre 23 et 40, dans le cas des individus en phase femelle soit avec une amplitude de 17.

Il n'existe donc pas, dans le cas de cette espèce et en ce qui concerne l'amplitude et les limites des variations, de nette différence entre les individus en phase mâle et ceux qui parcourent la phase femelle.

Le calcul des valeurs moyennes pour les indices de féminité donne les résultats suivants :

Im Mâle = 28,68 pour les individus en phase sexuelle mâle.

Im Femelle = 31,27 pour les individus en phase sexuelle femelle.

L'estimée S de σ^2 équivaut à 3,04 et l'écart de la dif-

.../...

férence entre les valeurs moyennes des indices de féminité est égal à 0,212. La différence est donc significative soit :

$$\begin{array}{l} \text{Im Femelle} - \text{Im M\^ale} = 02,59 \pm 0,212 \\ \hline \hline \end{array}$$

Par conséquent, et contrairement aux classes limites pour les variations des valeurs de l'indice de féminité, les valeurs moyennes vraies de I constituent de bons critères pour caractériser les divers stades sexuels, mais cependant moins nets que dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).

c) - Meinertia oestroides (Risso) :

Cette espèce, qui par bien des aspects se singularise nettement de l'autre espèce du même genre que nous avons étudiée, constitue, dans le cadre d'une étude de l'indice de féminité, une exception au schéma quasi général existant chez les Cymothoadiens retenus.

Ainsi, en 1948, MONTALENTI avait déjà indiqué dans le cas de cette espèce, et en ce qui concerne les variations de l'indice de féminité, les valeurs moyennes suivantes :

$$\text{Im M\^ale} = 43,00$$

$$\text{Im Femelle} = 39,82$$

Mais ces résultats avaient été obtenus par l'auteur à partir d'un lot global ne comportant que 25 individus dont 3 en phase mâle et 22 en phase femelle ; Par conséquent, on pouvait supposer une inexactitude des valeurs observées imputable à la faiblesse numérique des lots examinés.

Nous avons repris cette étude chez Meinertia oestroides (Risso), à partir d'une population globale comprenant 687 Cymothoadiens dont 249 en phase Mâle et 438 en phase femelle (Graphique XXX et Tableau 9).

.../...

TABLEAU 9 : Meinertia oestroides (Risso) : Variations de l'indice de féminité chez les individus en phase mâle et en phase femelle (Valeurs expérimentales regroupées par classes).

I : Différentes valeurs de I : $100 \frac{1}{L}$

f : Fréquences.

Individus en phase Mâle						Individus en phase Femelle					
I	f	I	f	I	f	I	f	I	f	I	f
27	3	37	39	29	9	37	54				
28	3	38	33	30	12	38	30				
29	3	39	21	31	30	39	21				
30	9	40	21	32	39	40	21				
31	3	41	9	33	39	41	12				
32	3	42	12	34	42	42	12				
33	15	43	12	35	51	43	12				
34	12	44	6	36	51	47	3				
35	24	45	6								
36	15										
$N_1 = 249$						$N_2 = 438$					

Chez les individus en phase mâle et en phase femelle de l'espèce Meinertia oestroides (Risso), l'amplitude des variations de l'indice de féminité est équivalente (phase mâle et phase femelle = 18) et les différentes valeurs de I sont respectivement comprises, chez les individus en phase mâle entre deux limites qui sont $I_1 = 27$ et $I_2 = 45$, entre $I'_1 = 29$ et $I'_2 = 47$ dans le cas des individus en phase femelle.

- Le calcul des moyennes vraies donne respectivement les résultats suivants :

Im Mâle = 37,24 pour les individus en phase sexuelle mâle

Im Femelle = 35,59 pour les individus en phase sexuelle femelle.

.../...

- G R A P H I Q U E XXVIII :

Emetha Audouinii (Milne Edwards)

Variations de l'indice de féminité chez les individus
en phase mâle et en phase femelle.

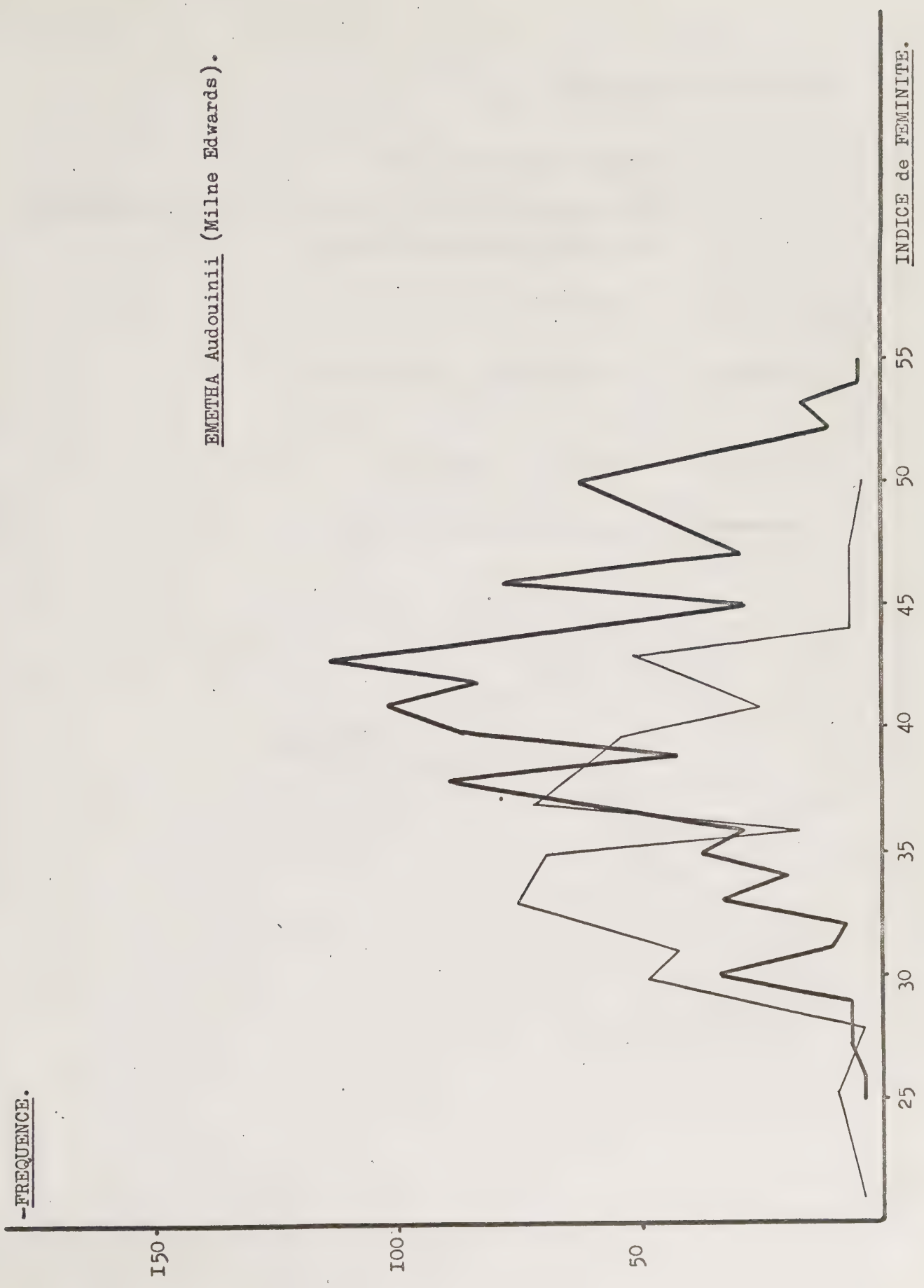
- En Abscisses : Les diverses valeurs de l'indice de féminité.

- En Ordonnées : Les Fréquences correspondantes.

_____ : Individus en phase mâle.

————— : Individus en phase femelle.

EMETHA Audouinii (Milne Edwards).



- G R A P H I Q U E XXIX :

Meinertia parallela (Otto)

Variations de l'indice de féminité chez les individus en
phase mâle et en phase femelle.

- En Abscisses : Les diverses valeurs de l'indice de féminité.

- En Ordonnées : Les Fréquences correspondantes.

————— : Individus en phase mâle.

————— : Individus en phase femelle.

MEINERTIA parallela (Otto).



A la suite des valeurs respectives obtenues, nous pouvons donc conclure que nous sommes là en présence d'un cas totalement différent des précédents puisque inversé. Par rapport à la longueur totale des animaux, chez Meinertia oestroides (Risso), la largeur maximale est relativement et en moyenne plus importante chez les individus en phase mâle que chez les Cymothoadiens en phase femelle.

En effet, il faut conclure que les résultats obtenus sont significatifs, le calcul de l'estimée S de σ donnant comme valeur $S = 3,58$, l'écart type équivalent 0,275.

$$\text{Im M\^ale} - \text{Im Femelle} = 1,65 \pm 0,275.$$

d) - Mothocya epimerica Costa :

Dans le cas de ce Cymothoadien "Branchial", les résultats obtenus l'ont été à partir d'une population globale comportant 957 individus dont 339 en phase mâle et 618 en phase femelle.

Les résultats expérimentaux correspondants ont été regroupés dans le tableau 10 et le graphique XXXI.

TABLEAU 10 : Mothocya epimerica Costa : Variations de l'indice de féminité chez les individus en phase mâle et en phase femelle
(Valeurs expérimentales regroupées par classes).

I : Différentes valeurs de I $= \frac{100}{L}$

f : Fréquences.

Individus en phase M\^ale				Individus en phase Femelle			
I	f	I	f	I	f	I	f
27	24	37	33	38	3	49	6
28	30	38	18	40	24	50	147
29	6	39	0	41	4	51	9
30	24	40	15	42	33	52	18
31	54	41	0	43	169	53	3
32	48	42	9	44	108	55	9
33	27	43	6	45	45	56	3
34	9	44	3	46	12	57	3
35	12	45	3	47	66	60	3
36	12	46	3	48	48		
		47	3				
N ₁ = 339				N ₂ = 618			

- Dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa, les différentes valeurs de l'indice de féminité I oscillent entre 27 et 47, soit avec une amplitude de 20, en ce qui concerne les individus en phase sexuelle mâle ; ces variations s'étendent de 38 à 60 dans le cas des individus en phase femelle et l'amplitude possible des variations est alors de 22.

- Le calcul des moyennes vraies donne respectivement les résultats suivants :

Im Mâle : 33,41 , dans le cas des individus en phase sexuelle mâle.

Im Femelle : 46,50, dans le cas des individus en phase sexuelle femelle.

L'estimée S de σ est égale à 4,05 et l'écart type équivalent 0,271. La différence entre les moyennes vraies pour l'indice de féminité est significative et nous pouvons écrire :

$$\text{Im Femelle} - \text{Im Mâle} = 13,09 \pm 0,271.$$

=====

Dans ce cas, les valeurs de l'indice de féminité sont donc en général très caractéristiques de la phase sexuelle correspondante.

e) - Anilocra physodes (L.) :

Chez cette espèce qui avait déjà été étudiée par MONTALENTI (1941), une population globale comprenant 1539 individus a été examinée. Parmi ceux-ci, 315 étaient en phase mâle et 1224 en phase femelle (Tableau 11 et Graphique XXXII)

.../...

- G R A P H I Q U E X X X :

Meinertia oestroides (Risso).

Variations de l'indice de féminité chez les
individus en phase mâle et en phase femelle.

- En Abscisses : Les diverses valeurs de l'indice de féminité.

- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

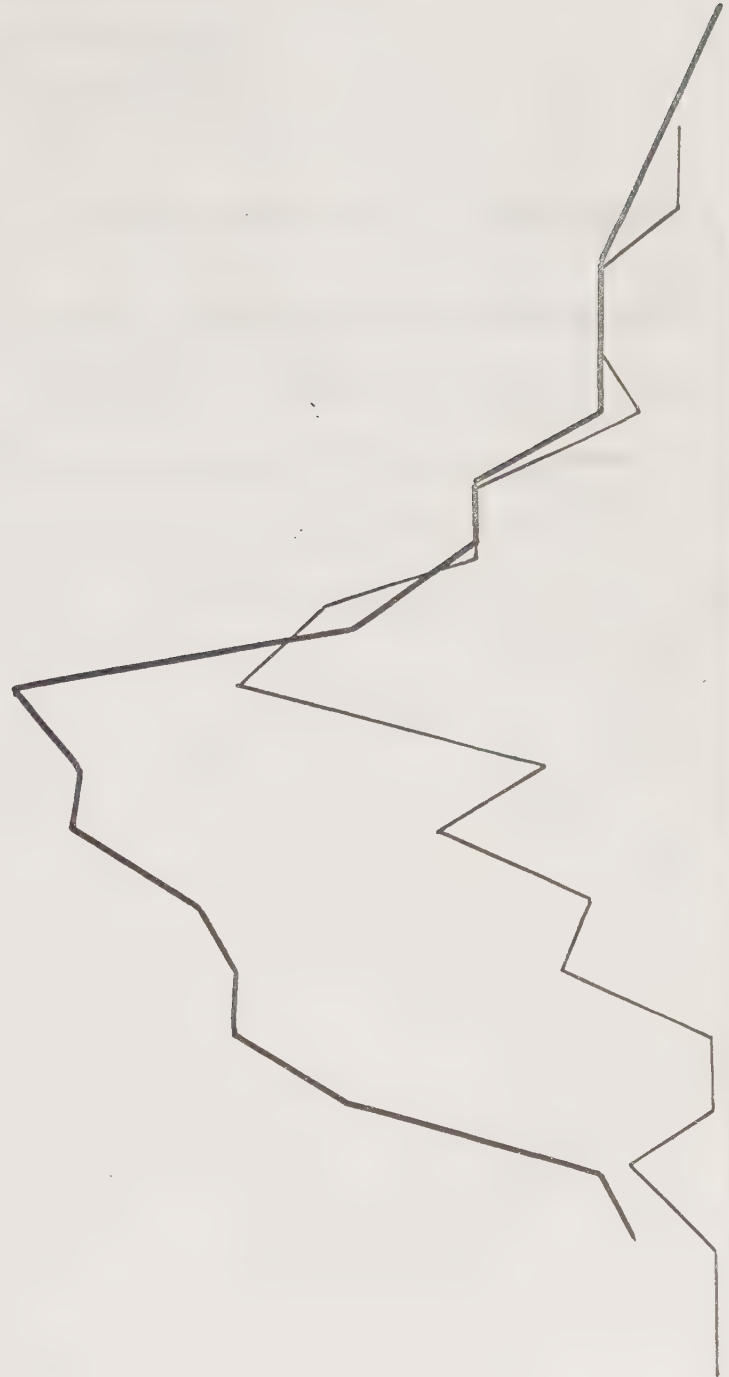
————— : Individus en phase mâle.

————— : Individus en phase femelle.

MEINERTIA oestroides (Risso).

FREQUENCY.

50



35

40

45

45 INDICE de FEMINITE.

- GRAPHIQUE XXXI :

Nothocya epimerica Costa

Variations de l'indice de féminité chez les
individus en phase sexuelle mâle et en phase
sexuelle femelle.

- En Abscisses : Les diverses valeurs de l'indice de féminité.

- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

————— : Individus en phase Mâle.

————— : Individus en phase Femelle.

MOTHOCYA epimerica Costa.

-FREQUENCE.

150-

100-

50 -

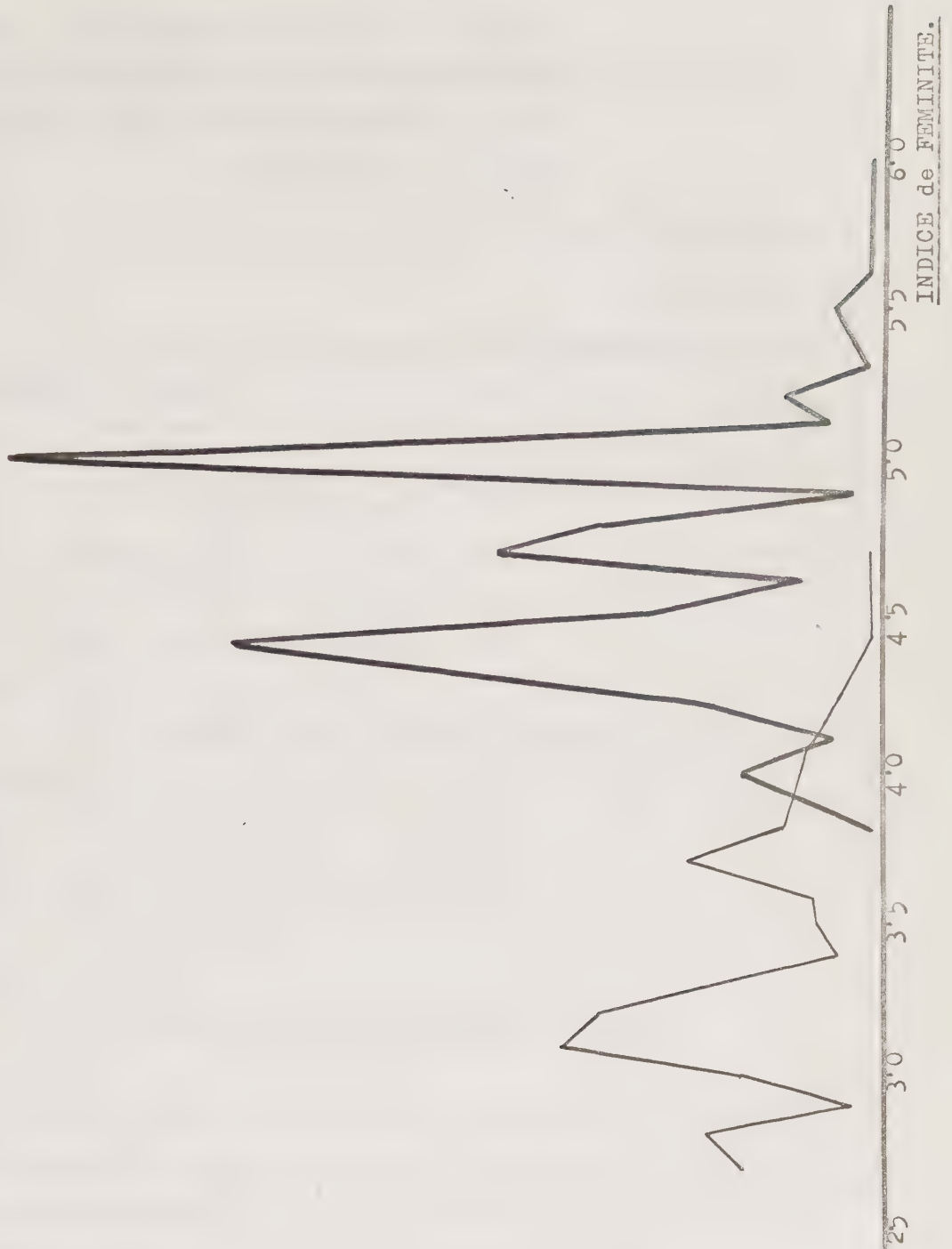


Tableau 11 : Anilocra physodes (L.) : Variations de l'indice de féminité chez les individus en phase mâle et en phase femelle. (Valeurs expérimentales regroupées par classes).

I = Différentes valeurs de $I = 100 \frac{1}{L}$

f = Fréquences.

Individus en phase mâle						Individus en phase femelle								
I	:	f	:	I	:	f	:	I	:	f	:	I	:	f
17	:	3	:	26	:	57	:	29	:	3	:	39	:	159
18	:	6	:	27	:	45	:	30	:	15	:	40	:	147
20	:	9	:	28	:	21	:	31	:	0	:	41	:	162
21	:	12	:	29	:	24	:	32	:	15	:	42	:	117
22	:	3	:	30	:	15	:	33	:	18	:	43	:	81
23	:	27	:	31	:	3	:	34	:	12	:	44	:	66
24	:	42	:	32	:	3	:	35	:	36	:	45	:	21
25	:	45	:	:	:	:	:	36	:	45	:	46	:	21
:	:	:	:	:	:	:	:	37	:	165	:	47	:	21
:	:	:	:	:	:	:	:	38	:	99	:	48	:	9
:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	49	:	0
:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	50	:	6
:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	55	:	3
:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	57	:	3
N ₁ = 3 1 5						:	:	N ₂ = 1 2 2 4						

- Comme dans le cas des espèces précédemment étudiées, chez Anilocra physodes (L.), les diverses valeurs observées pour l'indice de féminité oscillent entre certaines limites respectives qui sont :

17 et 32 pour les individus en phase mâle, soit une amplitude de 15.

29 et 57 pour les individus en phase femelle, soit une amplitude de 28.

- Le calcul des moyennes vraies donne respectivement les résultats suivants :

Im Mâle = 25,50 dans le cas des individus en phase sexuelle mâle.

Im Femelle = 39,84 dans le cas des individus en phase sexuelle femelle.

S = 3,48 et Ecart type = 0,198

La différence entre les deux moyennes est significative ; on peut écrire :

Im Femelle - Im Mâle = 14,34 $\pm$ 0,198

=====

f) - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert :

En ce qui concerne cette sixième espèce, la population retenue comprenait 849 Cymothoadiens dont 333 étaient en phase sexuelle mâle et 516 en phase femelle. Les résultats expérimentaux obtenus ont été regroupés dans le tableau 12 et le graphique XXXIII.

.../...

- G R A P H I Q U E XXXII -

=====

Anilocra physodes (L.)

Variations de l'indice de féminité chez les
Individus en phase mâle et en phase femelle.

- En Abscisses : Les diverses valeurs de l'indice de féminité.

- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

 : Individus en phase mâle.

 : Individus en phase femelle.

ANILOCRA physodes (L.).

-FREQUENCE.



Tableau 12 : Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert :
Variations de l'indice de féminité chez les individus
en phase mâle et en phase femelle. (Valeurs expéri-
mentales regroupées par classes).

I : Différentes valeurs de $I = 100 \frac{L}{L}$

f : Fréquences.

Individus en phase Mâle								Individus en phase Femelle							
I	:	f	:	I	:	f	:	I	:	f	:	I	:	f	
22	:	6	:	31	:	39	:	31	:	3	:	40	:	36	
23	:	6	:	32	:	48	:	32	:	0	:	41	:	39	
24	:	3	:	33	:	33	:	33	:	6	:	42	:	60	
25	:	21	:	34	:	12	:	34	:	6	:	43	:	15	
26	:	0	:	35	:	6	:	35	:	21	:	44	:	60	
27	:	36	:	36	:	12	:	36	:	42	:	45	:	27	
28	:	12	:	37	:	21	:	37	:	24	:	46	:	21	
29	:	42	:		:		:	38	:	33	:	47	:	21	
30	:	36	:		:		:	39	:	90	:	48	:	6	
	:		:		:		:		:		:	50	:	6	
N ₁ = 3 3 3								N ₂ = 5 1 6							

- Chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, les di-
 verses valeurs obtenues pour l'indice de féminité sont comprises respectivement:

- Entre 22 et 37, dans le cas des individus en phase mâle, soit une amplitude de 15.
- Entre 31 et 50, dans le cas des individus en phase femelle, soit une amplitude de 19.

Le calcul des moyennes vraies a donné les résultats suivants :

Im Mâle = 30,43 dans le cas des individus en phase mâle.

Im Femelle = 40,69 dans le cas des individus en phase femelle.

On obtient $S = 4,46$ et écart type = $0,267$. La différence entre les deux moyennes calculées est significative et nous pouvons écrire :

$$\text{Im Femelle} - \text{Im Mâle} = 10,26 \pm 0,267.$$

=====

3) - Conclusions :

Les résultats que nous avons obtenus, dans le cadre d'une étude des variations du rapport $I = 100 \frac{1}{L}$ (Indice de féminité), nous permettent de conclure que chez les Cymothoadiens, l'évolution sexuelle et en particulier le passage de l'état sexuel mâle à l'état femelle est marqué par un changement dans les proportions longueur / largeur du corps des individus, en particulier. Dans la majorité des cas, durant la phase sexuelle femelle, la largeur est, par rapport à la longueur totale, relativement plus importante que chez les individus en phase sexuelle mâle. La différence est surtout nette dans le cas des parasites externes. Parmi les six espèces étudiées, nous avons observé une exception correspondant à une inversion du schéma habituel. Chez l'espèce Meinertia oestroides (Risso) en effet, la largeur des individus en phase sexuelle mâle, toujours par rapport à la longueur totale, est relativement plus importante que pour les individus en phase sexuelle femelle.

II) - APPAREIL GENITAL EXTERNE MÂLE :

Ce que nous désignons ici sous les termes "d'appareil génital externe mâle" se compose de deux paires de formations distinctes, l'une thoracique et l'autre abdominale :

- Les papilles génitales ou encore "pénis".
- Les "Appendix masculina" qui dépendent des endopodites des pléopodes de la deuxième paire.

.../...

- G R A P H I Q U E XXXIII :

Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.
Variations de l'indice de féminité chez
les individus en phase mâle et en phase
femelle.

- En Abscisses : Les diverses valeurs de l'indice de féminité.
- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

———— : Individus en phase mâle.

———— : Individus en phase femelle.

NEROCILA Orbigny Schioedte et
Meinert.

-FREQUENCY.



50 INDICE de FEMINITE.

40

30

20

50

D'ailleurs, ces deux types de formations ne peuvent pas être totalement dissociées l'une de l'autre.

A) - Les Papilles génitales mâles :

Les papilles génitales, ou pénis, coiffent les extrémités tout à fait distales des canaux déférents et sont situées au centre de la bordure postérieure du septième sternite thoracique, de part et d'autre de l'axe de symétrie longitudinal du corps.

En coupes transversales histologiques, elles se montrent constituées d'une enveloppe cuticulaire externe sous laquelle est localisée une assise hypodermique régulière. Au centre, entourant l'extrémité du canal déférent correspondant, dont les parois sont constituées par une assise de cellules régulières, on observe un conjonctif assez lâche avec quelques cellules sanguines.

La structure des papilles génitales varie cependant beaucoup suivant les espèces et leur développement est loin d'être identique dans la série de ces parasites. Ainsi par exemple, pour l'ensemble des Cymothoadiens que nous avons étudiés, on peut répartir les différentes espèces en deux catégories qui correspondent également d'ailleurs à des catégories écologiques. Ainsi :

- La première correspond aux parasites dont les individus en phase sexuelle mâle présentent des papilles génitales bien développées et allongées. Ces parasites correspondent aux espèces des genres Fmetha Schioedte et Meinert et Meinertia Stebbing, et par conséquent, à la catégorie écologique des Cymothoadiens "Buccaux". Chez ces animaux, les papilles génitales se présentent comme des prolongements coniques (au nombre de deux et bien visibles) de la partie médiane du bord distal du septième sternite. Contrairement aux indications de MONTALENTI (1941) qui, à propos des pénis de l'espèce Fmetha Audouinii (Milne Edwards), précise que ces derniers sont orientés vers l'extrémité antérieure des animaux, nous avons toujours observé, dans le cas de l'espèce Fmetha Audouinii (Milne Edwards) comme dans le cas des autres parasites buccaux étudiés, que les papilles génitales sont orientées vers l'extrémité postérieure du corps.

Il faut donc retenir que, dans le cas des parasites buccaux appartenant aux genres Emetha Schioedte et Meinert et Meinertia Stebbing, les papilles génitales sont toujours bien visibles chez les individus en phase mâle, sous forme de deux protubérances allongées et coniques, et représentant bien des organes d'accouplement.

- Tel n'est pas le cas, au contraire, pour les espèces qui appartiennent aux deux catégories des Cymothoadiens "branchiaux" et "de surface", c'est à dire les espèces Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.

Dans ce cas, les papilles génitales méritent assez bien cette dénomination et n'ont plus l'aspect de véritables pénis : elles se présentent sous l'aspect de petites éminences médianes et symétriques, également situées sur le bord postérieur du septième sternite. Chacune se réduit en fait à deux épaississements chitineux, dessinant une protubérance sternale faible ; Entre les deux lamelles cuticulaires épaissies, le canal défèrent débouche à l'extérieur. La structure générale et la faiblesse du développement se retrouvent chez ces trois espèces avec cependant quelques variations de détail. Ainsi, chez Mothocya epimerica Costa, les canaux déférents débouchent à l'extérieur entre deux soulèvements cuticulaires épaissis et arrondis distalement ; Chez Anilocra physodes (L.), les papilles génitales mâles sont plus globuleuses, un peu plus saillantes et comme tronquées à leurs extrémités distales ; Chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, les papilles génitales se réduisent à deux lamelles cuticulaires symétriques, arrondies distalement et sous chacune d'elles débouche l'extrémité distale des canaux déférents. Cette structure particulière est d'ailleurs bien distincte sur les coupes histologiques sériées (Fig. 1 à 5).

Pour terminer, rappelons que les "apophyse génitales ne représentent pas des appendices elles sont constituées par des refoulements de la face sternale, chez les Isopodes" (VANDEL, 1943).

.../...

- FIGURES I à 5 -

Appareil génital externe mâle des Cymothoidae.

LES APPENDICES COPULATEURS.

Figure 1 : - Meinertia parallela (Otto) par exemple et les parasites

"Buccaux".

Figure 2 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Figure 3 : - Mothocya epimerica Costa.

Figure 4 : - Coupe transversale des appendices copulateurs chez Meinertia parallela (Otto).

Figure 5 : - Coupe transversale des appendices copulateurs chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

P₇ : Péréiopode 7

fs : Face sternale.

ac : Appendices copulateurs.

pl : Pléopodes.

ab : Abdomen.

cd : Canal défèrent.

L₇ : Limite du sternite 7.

i : Intestin.

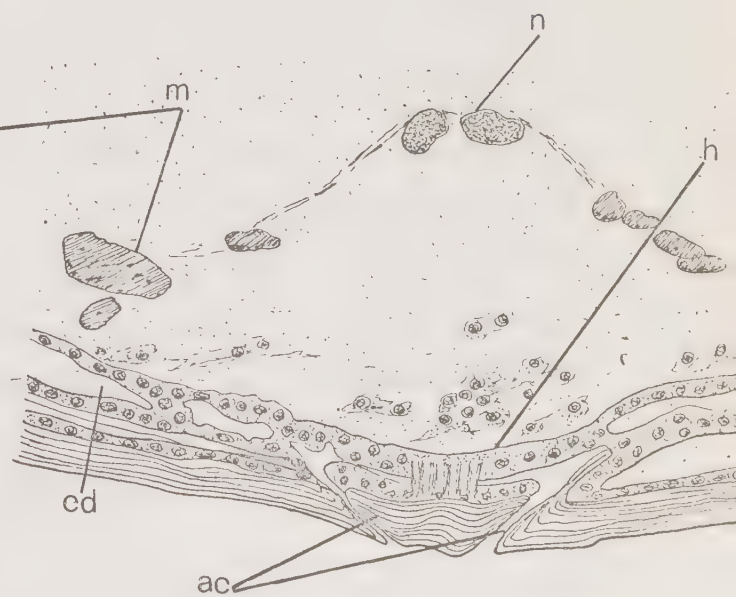
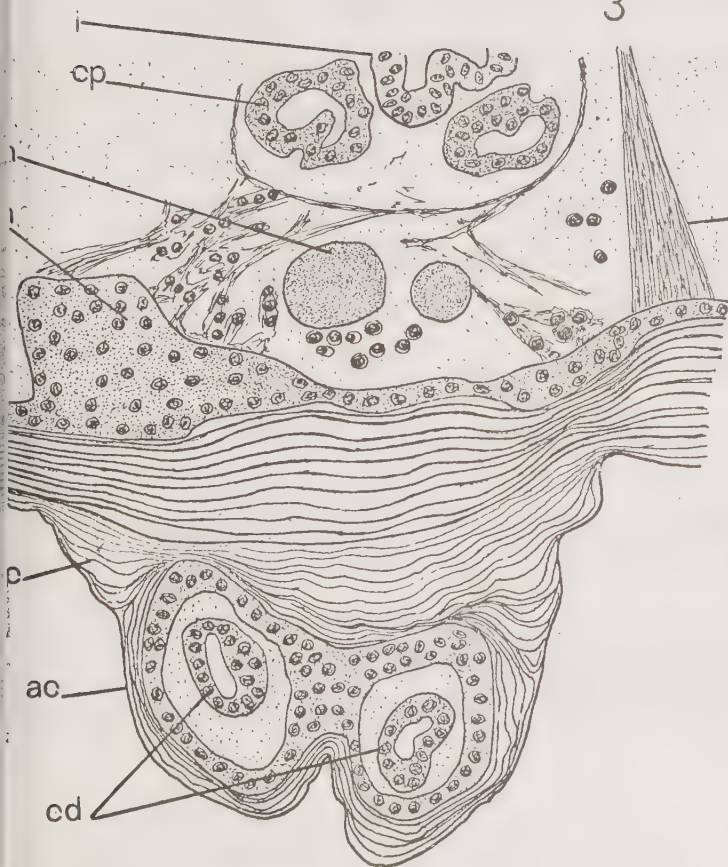
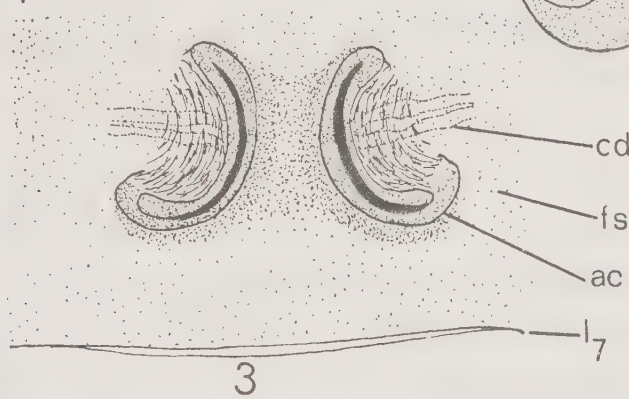
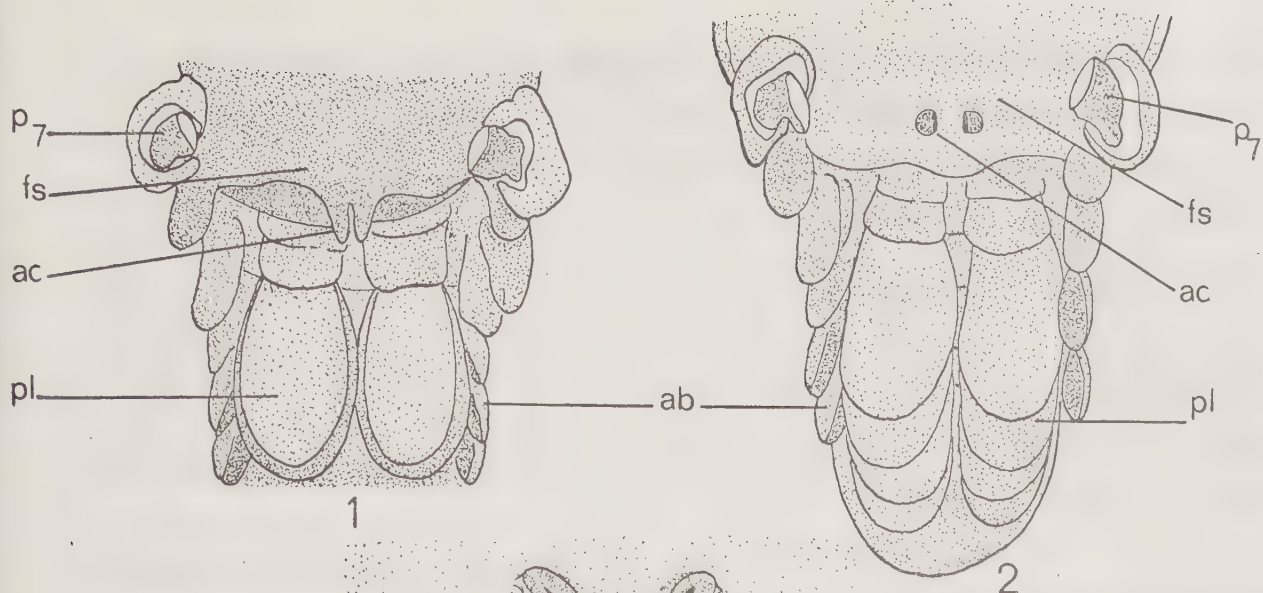
cp : Coecums postérieurs.

n : Chaîne nerveuse ventrale.

h : Hypoderme (Syn. épiderme).

c : Cuticule sternale.

m : Muscles.



Nous retrouvons d'autre part, chez les Cymothoidae, des apophyses génitales doubles caractéristiques des Isopodes marins. Les Ligidae sont les Oniscoides qui seuls ont conservé la double apophyse génitale des formes marines.

B) - Les "Appendix masculina" .

1) - Structure : Comme chez tous les Isopodes, certains pléopodes sont différenciés en organes copulateurs. Chez les Cymothoadiens, ce sont les endopodites des pléopodes de la seconde paire qui portent les "appendix masculina", dans la majorité des cas.

Les pléopodes de la seconde paire (Pléopodes II) sont constitués, comme les autres pléopodes, par deux lames natatoires, frangées de soies dans certains cas. Mais la lame interne ou endopodite porte, le long de son bord interne, une tige allongée, l'"appendix masculina", chez la plupart des espèces.

En coupes sériées histologiques, la structure de cet organe est bien distincte. A l'extérieur, on remarque une couche cuticulaire relativement importante mais d'épaisseur variable ; Ainsi, elle est nettement plus mince du côté du sternite ventral et plus épaisse sur le bord opposé. Par exemple, chez un individu en phase mâle de l'espèce Meinertia parallela (Otto), des mensurations nous ont donné respectivement les résultats suivants : de 2,5 à 5 μ pour la couche la plus mince, de 5 à 8 μ pour la face opposée. De la même façon, chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, nous avons obtenu : de 5 à 10 μ pour l'assise la plus mince et de 12 à 20 μ pour la couche la plus épaisse.

Au dessous de cette assise cuticulaire, on remarque une couche hypodermique bien développée avec souvent des ponts intercellulaires délimitant des lacunes sanguines. On voit que cette structure est assez comparable à celle des pléopodes.

Il y a, le long du bord à cuticule mince des appendix masculina, une gouttière longitudinale généralement bien visible, et plus

particulièrement en coupe histologique transversale. D'ailleurs, ces dernières nous ont permis de remarquer que les appendix masculina peuvent présenter, en coupes transversales, une forme plus ou moins variable suivant les espèces : Sensiblement arrondis par exemple chez Meinertia parallela (Otto), avec une gouttière large et submédiane et une couche hypodermique plus ou moins régulière, large de 8 à 20 μ , délimitant une seule lacune ; Sensiblement ovalaires chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert avec une gouttière excentrique et plusieurs lacunes, trois le plus souvent ; En forme de croissant chez Mothocya epimerica Costa, la couche cuticulaire la plus mince accusant de 1 à 4 μ et la couche la plus épaisse de 5 à 8 μ ; L'assise hypodermique, généralement régulière, mesure de 5 à 11 μ et délimite une seule lacune sanguine dans la plupart des cas ; La gouttière longitudinale est sensiblement médiane.

2) - Présence des "Appendix masculina" :

Il est couramment admis (MONTALENTI, 1941 -LEGRAND, 1952 - BONNENFANT, 1961 et JOHNSON, 1961, en particulier) que les appendix masculina, présents durant la phase mâle chez ces parasites, dégèrent plus ou moins rapidement et disparaissent en phase femelle. "Chez les Isopodes hermaphrodites protandres, Cymothoadiens et Epicarides, le passage des individus de la phase mâle à la phase femelle est marqué par une régression complète de l'appareil copulateur qui est, dans ce cas, l'endopodite de la deuxième paire de pléopodes" (JOHNSON, 1961).

Selon SCHIOEDTE et MEINERT (1881), cet appendice manquerait toutefois chez certains Ceratothoinae. Précisons toutefois que MONTALENTI (1941) le signale en particulier chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Anilocra physodes (L.), et LEGRAND (1952) chez Anilocra frontalis (Milne Edwards). Dans le cas particulier de l'espèce Meinertia parallela (Otto), MONTALENTI (1948) indique que les appendix masculina sont représentés chacun par un rudiment styloforme qui n'atteint pas, à son plus grand développement, le bord distal de l'endopodite correspondant ; il n'est pas toujours présent et disparaît rapidement.

.../...

Nous avons poursuivi des recherches dans ce sens, et nous avons pu déjà publier (TRILLES, 1964) quelques résultats préliminaires que nous rappelons :

Cette étude, effectuée à partir de représentants des principaux genres de Cymothoidae, nous a permis de constater que l'appendix masculina n'est pas un caractère sexuel secondaire mâle constant dans cette famille. Nous avons en effet observé qu'il n'existait pas chez certaines espèces, durant la phase mâle et à fortiori durant la phase sexuelle femelle.

Nous avons ainsi distingué deux groupes de parasites, caractérisés respectivement :

- L'un, par l'absence totale d'appendix masculina. Nous n'avons cependant remarqué ce phénomène que dans le cas de certains représentants du genre Meinertia Stebbing uniquement, ce qui nous permet, en outre, de remarquer que le genre Meinertia Stebbing, tel qu'il est compris à l'heure actuelle, est un genre hétérogène qu'il conviendrait, peut-être, de subdiviser. Les appendix manquent en particulier chez les individus en phase mâle de l'espèce Meinertia oestroides (Risso). Signalons également qu'il en est cependant de même chez Meinertia italica (Schioedte et Meinert) et Meinertia capri Trilles .

- L'autre, par l'existence au moins chez les individus en phase mâle d'une paire d'appendix masculina bien développés. A ce deuxième groupe doivent être ramenées les espèces appartenant aux genres Emetha Schioedte et Meinert, Mothocya Costa, Anilocra Leach et Nerocila Schioedte et Meinert, ainsi que les parasites, autres que ceux mentionnés dans le groupe précédent, et appartenant au genre Meinertia Stebbing. L'espèce Meinertia parallela (Otto), en particulier, possède, durant la phase mâle, des appendix masculina bien développés et dont la présence est constante.

- Ajoutons à cela que (comme nous le préciserons ultérieurement) l'évolution elle-même des appendix masculina est différente suivant que l'on

s'adresse à des représentants de l'un ou l'autre des divers groupes écologiques. Ainsi, nous pouvons dès à présent indiquer que chez les représentants des deux genres Emetha Schioedte et Meinert et Meinertia Stebbing (qui au moins en phase mâle présentent des appendix masculina bien développés), ces appendices regressent au cours de l'inversion du sexe, pour ne plus exister chez les individus en phase sexuelle femelle. L'évolution de ces appendices est bien différente chez les Cymothoadiens qui appartiennent aux trois genres Mothocya Costa, Anilocra Leach et Nerocila Schioedte et Meinert. Chez ceux-ci en effet, les appendix masculina, toujours présents chez les individus en phase mâle, persistent toujours pendant un temps plus ou moins long durant la phase femelle. Précisons d'ailleurs déjà qu'ils ne disparaissent jamais dans le cas de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

3) - Relation entre le développement des papilles génitales et la présence ou l'absence ainsi que l'évolution des appendix masculina.

Par ailleurs, il est intéressant de remarquer que cette distinction en deux catégories des Cymothoadiens examinés, d'une part en fonction de la présence ou de l'absence des appendix masculina, d'autre part en fonction de l'évolution de ces appendices, est également liée au développement des papilles génitales.

C'est ainsi que chez les Cymothoadiens qui, comme nous venons de le préciser, possèdent des papilles génitales ou pénis que nous pouvons qualifier de rudimentaires, c'est à dire qui se présentent sous forme de protubérance cuticulaires sternales très faibles (soit les espèces Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert), les appendix masculina sont toujours présents et bien développés durant la phase mâle, et s'ils regressent parfois durant l'inversion sexuelle, ils persistent cependant toujours, pendant un temps plus ou moins long, chez les individus en phase sexuelle femelle.

C'est au contraire parmi les espèces qui présentent, au moins durant la phase mâle, des papilles génitales bien développées en

.../...

forme d'appendices sternaux coniques, que l'on rencontre des Cymothoadiens ne présentant pas, durant la phase mâle, d'appendix masculina.

4) - Les indices a et a' :

L'étude de la présence ou de l'absence des appendix masculina, on le conçoit aisément, ne peut fournir de critères généraux satisfaisants, permettant à eux seuls de caractériser la phase mâle et bien entendu la phase femelle ; En effet, la présence de ces formations n'est pas constante chez les individus en phase mâle et chez les Cymothoadiens qui possèdent, au moins durant la phase mâle, une paire d'appendix masculina bien développés, ces organes peuvent persister durant la phase femelle.

L'appendix masculina, qui peut bien être considéré comme étant un caractère sexuel secondaire mâle, non constant toutefois dans la catégorie des parasites "buccaux", présente plutôt l'allure d'un variant sexuel chez les parasites "branchiaux" et de "surface". En d'autres termes, si dans le cas des genres Emetha Schioedte et Meinert et Meinertia Stebbing l'étude de sa présence ou de son absence peut permettre de distinguer en première approximation les stades sexuels, il ne peut en être raisonnablement de même chez les autres Cymothoadiens. Dans ce dernier cas, c'est plutôt l'étude de l'involution des appendix masculina, au cours du cycle vital des individus, qui pourra fournir des critères satisfaisants pour la caractérisation des phases sexuelles.

Il est bien évident qu'une étude de la croissance absolue de ces structures ne peut être également d'une grande précision. Au contraire, l'étude de la croissance relative de ces formations permet de suivre l'évolution sexuelle de ces animaux.

LEGRAND, en 1952, a le premier étudié la croissance des appendix masculina en fonction de la croissance globale en longueur de l'animal (L.T.), chez les Anilocres de ROSCOFF, Anilocra frontalis

Milne Edwards . JUHAULT (1966), à partir des données numériques de LEGRAND, définit une autre variable concernant l'évolution des appendix masculina, variable qu'il désigne sous le terme d'indice "a" et qui correspond au rapport de la longueur de l'appendix masculina sur la longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes correspondants. Cette étude, poursuivie par JUHAULT chez Anilocra frontalis Milne Edwards, permet à l'auteur de caractériser d'une manière précise les divers stades sexuels: en effet, chez les individus en phase mâle de cette espèce, l'indice a, d'après JUHAULT, offre des valeurs comprises entre 1 et 0,82, il décroît chez les individus intermédiaires de 0,82 à 0,30 environ , pour être finalement égal à 0 chez les femelles âgées. JUHAULT a également étudié, à partir d'un lot comprenant 32 individus, la diminution de la valeur de cet indice et il conclut que lors du passage de la phase mâle à la phase intermédiaire, cette valeur atteint 5,7 à 21 % de la valeur initiale ; Chez les intermédiaires, elle est comprise entre 15 et 23 % ; Lors du passage de la phase intermédiaire à la phase femelle, elle atteint 32 à 80 %.

Au cours de l'étude de la sexualité chez les espèces retenues, nous avons été amené à considérer l'étude de l'évolution des appendix masculina. Nous indiquons d'abord ici les résultats obtenus par l'étude des indices a et a', qui nous permettent de caractériser les phases sexuelles, et en particulier les phases mâles ou femelles, d'une manière généralement assez satisfaisante.

Les deux variables $a' = \frac{\text{Longueur de l'appendix masculina}}{\text{Longueur totale de l'animal.}}$

et $a = \frac{\text{Longueur de l'appendix masculina}}{\text{Longueur endopodite des pléopodes II.}}$

ont été considérées. Les calculs ont été menés comme dans le cas de l'étude de l'accroissement en largeur.

a) - Cas des Cymothoadiens "buccaux" :

Chez ces parasites, quand les appendix masculina sont présents durant la phase mâle, ils regressent toujours fortement au cours de l'inversion sexuelle et ont disparu complètement chez les animaux en

phase femelle. La caractérisation des phases mâle et femelle est donc aisée de ce point de vue, en ne considérant simplement que l'étude de la présence ou de l'absence de ces appendices. Nous avons toutefois étudié, pour les deux Cymothoadiens Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto), la valeur des indices a et a' , principalement dans le cas des individus en phase mâle.

α) - Emetha Audouinii (Milne Edwards) :
(Graphique XXXIV)

Dans le cas de ce parasite, les recherches ont porté sur deux populations comprenant respectivement 460 et 560 individus en phase mâle.

Chez cette espèce, l'étude des indices a et a' nous permet d'en caractériser l'état mâle de la manière suivante, compte tenu que chez les individus en phase sexuelle femelle de cette espèce les indices a et a' possèdent évidemment une valeur nulle $a = a' = 0$.

- Les diverses valeurs de l'indice a' fluctuent au contraire, chez les individus en phase mâle, entre deux valeurs relatives extrêmes :

$$\underline{a' = 0,06} \quad \text{et} \quad \underline{a' = 0,18}$$

un optimum de fréquence correspond à la valeur $a' = 0,12$ (Graphique XXXIV).

Le calcul de la valeur moyenne vraie, $a'm$, a d'autre part donné le résultat suivant :

$$\underline{a'm = 0,118 + 0,00084}$$

- De la même façon, les valeurs de l'indice a varient entre $a = 0,60$ et $a = 1,52$, chez les individus en phase mâle de la même espèce ; un optimum de fréquence, moins net cependant que dans le cas précédent, se situe au niveau de la valeur $a = 1,05$. Le calcul de la moyenne a donné :

$$\underline{a m = 1,125 + 0,007}$$

.../...

β) - Meinertia parallela (Otto) :
(Graphique XXXIV)

Pour cette deuxième espèce, deux lots ont été retenus, comprenant respectivement 270 et 400 individus en phase mâle. Les résultats obtenus nous permettent de caractériser la phase mâle de la façon suivante :

- Les diverses valeurs de l'indice a' , chez les mâles de cette espèce, varient entre $a' = 0,07$ et $a' = 0,17$, avec un optimum de fréquence correspondant à la valeur $a' = 0,13$. La valeur moyenne $a'm$ est égale à :

$$a'm = 0,119 \pm 0,00085$$

- L'indice a varie, chez la même espèce et les mêmes individus, de $a = 0,80$ à $a = 1,68$. Un optimum de fréquence, moins net cependant que dans le cas de l'indice a' , peut être cependant fixé pour des valeurs avoisinant $a = 1,30$. En ce qui concerne la moyenne vraie, nous avons obtenu :

$$a m = 1,332 \pm 0,009$$

b) - Cas des Cymothoadiens "Branchiaux" et "de surface" :

Si, dans la catégorie écologique des Cymothoadiens "buccaux", certaines espèces sont caractérisées par l'absence totale d'appendix masculina, chez les "branchiaux" ou ceux "de surface" que nous avons examinés, ces appendices sont toujours présents durant la phase mâle. Régressant déjà parfois au cours de l'inversion du sexe, ils ne disparaissent que durant la phase sexuelle femelle chez Anilocra physodes (L.) et Mothocyca epimerica Costa, mais persistent tout le temps chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert. C'est donc bien en fait, dans le cas des Cymothoadiens autres que les Cymothoadiens "buccaux", que l'étude des indices " a " et " a' " revêt une grande importance.

.../...

- GRAPHIQUE XXXIV :

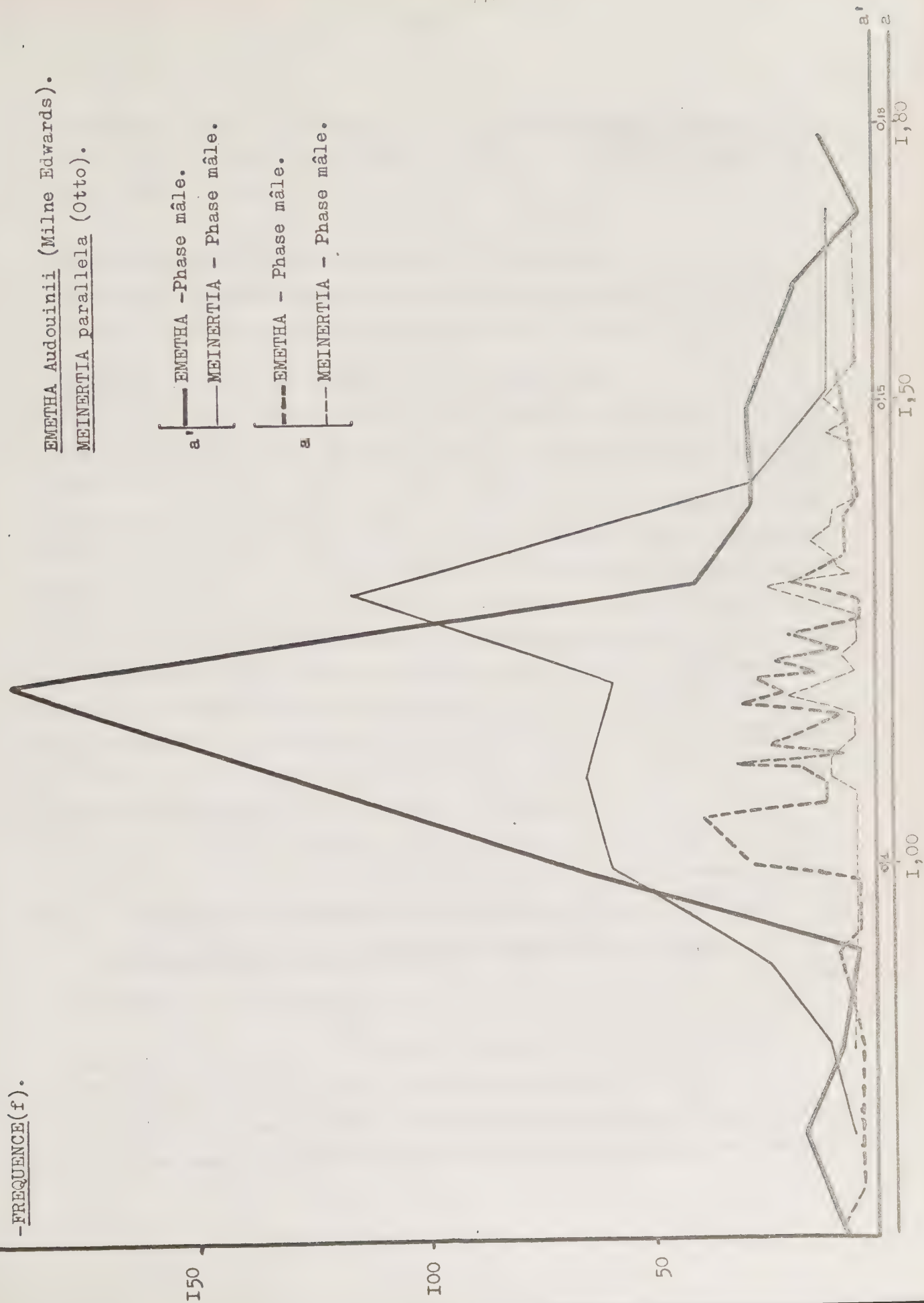
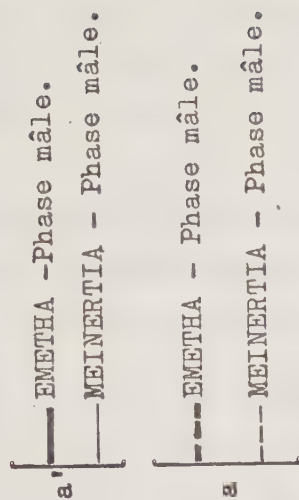
Emetha Audouinii (Milne Edwards) et
Meinertia parallela (Otto).

Diagramme de fréquence des valeurs des indices a et a' .

- En abscisses : Les diverses valeurs des indices a et a' .
- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

-FREQUENCE(f).

EMETHA Audouinii (Milne Edwards).
MEINERTIA parallela (Otto).



α) - Mothocya epimerica Costa :
(Graphique XXXV)

Indice a'

Cette étude a porté sur deux lots comprenant respectivement 550 individus en phase mâle et 350 en phase sexuelle femelle et possédant encore des appendix masculina.

Pour cette espèce et dans le cas des individus en phase mâle, les valeurs de l'indice "a'" oscillent entre deux limites relatives, a' = 0,06 et a' = 0,17, avec un optimum de fréquence pour a' = 0,13. Dans le cas des individus en phase femelle, il est d'abord nécessairement utile de remarquer qu'une partie de ceux-ci ne possèdent plus d'appendix masculina, l'indice a' est alors égal à 0, et dans ce cas la distinction entre individus en phase mâle et en phase femelle est simple. Mais notre but est plutôt ici de comparer les résultats obtenus chez les individus en phase mâle et ceux concernant les individus en phase sexuelle femelle possédant encore des appendix masculina bien visibles. Chez ces derniers, les valeurs de l'indice "a'" varient entre deux valeurs relatives extrêmes, a' = 0,04 et a' = 0,16, avec un optimum de fréquence correspondant à a' = 0,11.

Dans chacun des cas, individus en phase mâle et en phase femelle, nous avons estimé les moyennes vraies et comparé les deux valeurs obtenues :

a' m Mâle = 0,129 , dans le cas des individus en phase mâle

a' m Femelle = 0,105, dans le cas des individus en phase femelle

et,

a' m Mâle - a' m Femelle = 0,024 ± 0,0013.
=====

La différence observée est donc bien significative, mais il faut bien remarquer que si l'étude de l'indice a' peut apporter des critères intéressants pour la caractérisation de la phase mâle ou de

la phase femelle, elle est cependant d'un intérêt pratique assez mince, car les variations des valeurs de a' chez les mâles et les femelles sont trop proches l'une de l'autre.

Indice a

Dès lors, il est préférable, à la suite des recherches de JUCHAULT (1966) chez Anilocora frontalis Milne Edwards, de considérer les variations de taille des appendix masculina en fonction du développement de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire. Ceci nous permet alors de caractériser les stades sexuels (et en particulier mâle et femelle) chez Mothocya epimerica Costa, de la façon suivante :

Dans le cas des individus en phase mâle, les valeurs de l'indice a oscillent entre deux valeurs relatives extrêmes $a = 0,48$ et $a = 1,22$, un optimum de fréquence correspondant à la valeur $a = 1,00$. Dans le cas des individus en phase sexuelle femelle, et qui possèdent encore des appendix masculina bien visibles, les variations de l'indice a s'étendent de $a = 0,06$ à $a = 1,04$, avec un optimum de fréquence pour $a = 0,68$. Il est bien évident, comme dans le cas de l'indice a' , que ceci n'intéresse seulement qu'une partie de la population totale des individus en phase femelle : les individus qui ne possèdent plus d'appendix masculina, et auxquels correspondent des valeurs de a' égales à 0, étant caractérisables immédiatement.

Après calcul des moyennes vraies et de l'erreur standard de la différence, nous avons obtenu :

am Mâle : 0,951, pour les individus en phase mâle.

am Femelle : 0,636, pour les individus en phase femelle.

et

am Mâle - am Femelle = 0,315 ± 0,0006.

Ces résultats ont été obtenus à partir de l'examen de 510 individus en phase sexuelle mâle et de 340 individus en phase femelle.

.../...

La différence est significative et on peut conclure que, dans la majorité des cas, les valeurs de l'indice a sont nettement plus élevées chez les individus en phase mâle que chez les individus en phase femelle. L'examen des résultats obtenus nous permet également d'affirmer qu'il est préférable de considérer les variations de a plutôt que celles de a' , l'amplitude des variations chez les individus mâles et chez les individus femelles ne se superposant que légèrement dans le premier cas.

Chez Mothocya epimerica Costa par conséquent, espèce chez laquelle les appendix masculina, présents durant la phase mâle, regressent au cours du changement de sexe et disparaissent durant la phase femelle, la distinction entre les deux phases mâle et femelle, même dans le cas d'une étude des seuls individus femelles possédant encore des appendix masculina, est rendue possible par l'échelle de l'indice a et éventuellement par celle de l'indice a' .

β) - Anilocra physodes (L.)
(Graphique XXXVI)

Indice a'

Deux lots d'individus, comprenant respectivement 375 individus en phase mâle et 580 en phase femelle, ont été examinés. Tous les derniers possédaient des appendix masculina et, comme dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa, ne constituaient qu'une partie seulement de l'effectif total de la population, le restant correspondant à des individus en phase femelle ne possédant plus d'appendix masculina.

Dans le cas des individus en phase sexuelle mâle de l'espèce Anilocra physodes (L.), les valeurs de l'indice a' sont comprises entre $a' = 0,08$ et $a' = 0,16$ avec un optimum de fréquence pour $a' = 0,12$. Au contraire, en ce qui concerne les individus en phase femelle possédant encore des appendix masculina, les variations de a' s'étendent de

.../...

$a' = 0,02$ à $a' = 0,11$, avec un optimum de fréquence pour $a' = 0,05$.

Après calcul des moyennes vraies, nous avons obtenu respectivement :

$a'm \text{ M\^ale} = 0,111$ pour les individus en phase M\^ale.

$a'm \text{ Femelle} = 0,059$ pour les individus en phase Femelle.

et

$$\begin{aligned} a'm \text{ M\^ale} - a'm \text{ Femelle} &= 0,052 \pm 0,00006 \\ &===== \end{aligned}$$

soit une différence significative.

Indice a

Cette étude a porté sur deux lots d'individus comprenant respectivement 552 individus en phase mâle et le même nombre d'individus en phase sexuelle femelle avec appendix masculina.

Chez les premiers, les valeurs de l'indice a sont comprises entre deux valeurs limites, $a = 0,60$ et $a = 1,50$, avec un optimum de fréquence pour $a = 0,88$, alors que chez les seconds, les diverses valeurs de l'indice a oscillent entre les deux valeurs relatives extrêmes $a = 0,10$ et $a = 0,70$, avec un optimum de fréquence pour $a = 0,30$.

Pour am M\^ale, am Femelle et am M\^ale - am Femelle, nous avons obtenu les valeurs suivantes :

am M\^ale = 0,862 pour les individus en phase mâle.

am Femelle = 0,375, pour les individus en phase femelle.

et

$$\begin{aligned} am \text{ M\^ale} - am \text{ Femelle} &= 0,487 \pm 0,0078. \\ &===== \end{aligned}$$

Dans le cas des parasites appartenant à l'espèce Anilocra physodes (L.), les résultats obtenus, à partir de l'étude des valeurs des indices a et a', constituent donc de bons critères permettant de caractériser les stades sexuels. Remarquons d'autre part que chez cette espèce

.../...

- G R A P H I Q U E XXXV :

Mothocya epimerica Costa

Diagramme de fréquence des valeurs des indices a et a'.

- En Abscisses : Les diverses valeurs des indices a et a'.
- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

-FREQUENCE(f).

MOTHOCYA epimerica Costa.

— phase mâle.
— phase femelle.
a' — phase mâle.
a — phase femelle.

150

100

50

0,05

0,2

0,5

0,10

1,00

0,15

1,30

0,20

- G R A P H I Q U E XXXVI :

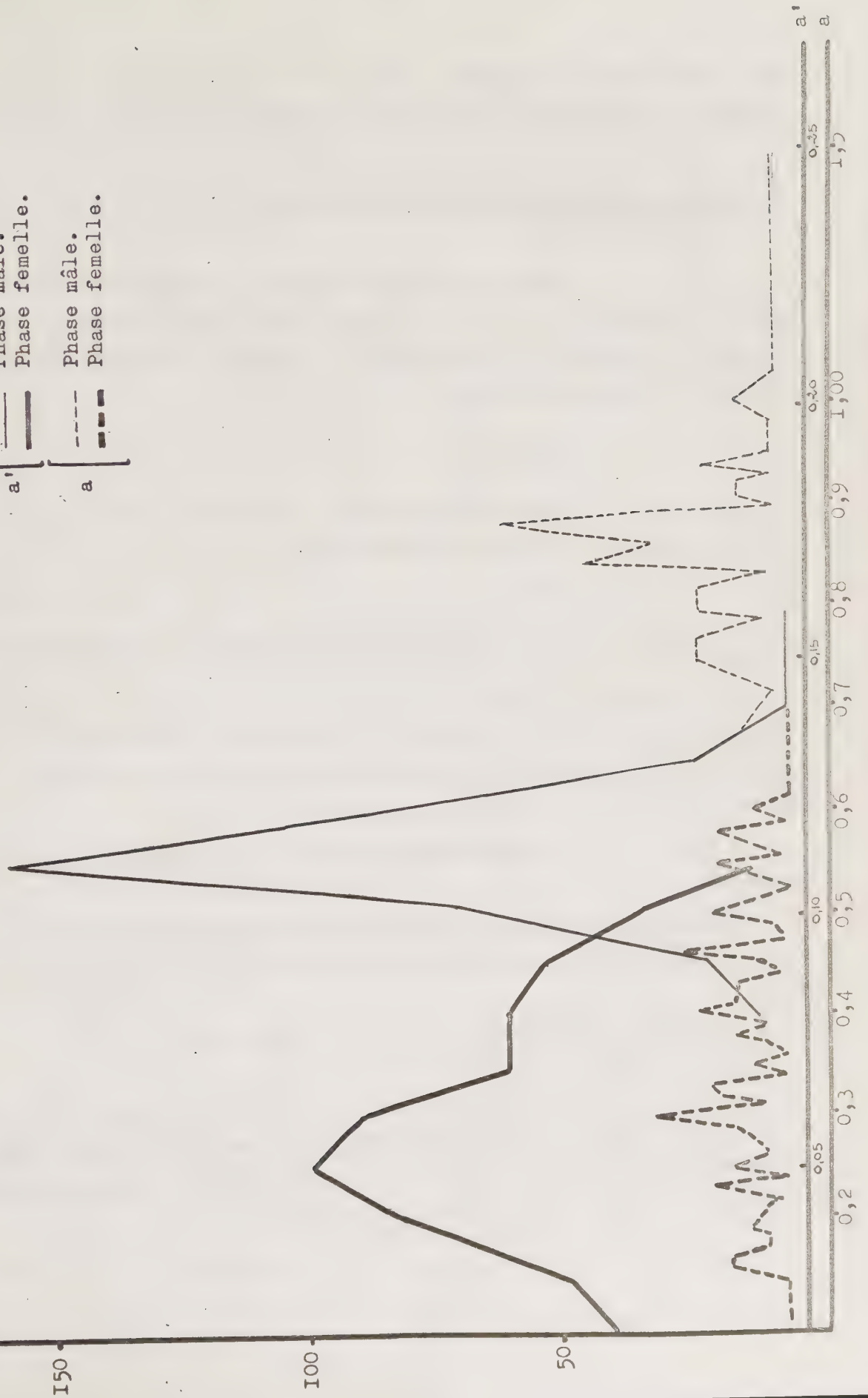
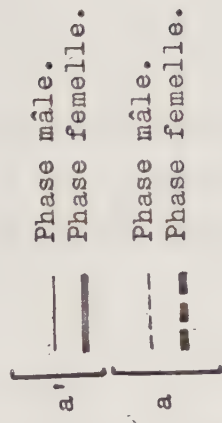
Anilocra physodes (L.)

Diagramme de fréquence des valeurs des indices a et a'.

- En Abscisses : Les diverses valeurs des indices a et a'.
- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

ANILOCRA physodes (L.).

-FREQUENCE(f).



nous n'avons pas pu distinguer, dans une catégorie spéciale, les individus en phase de changement de sexe ; nous reviendrons sur cette question.

8) - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert :

(Graphique XXXVII)

Chez cette dernière espèce, l'étude des variations des valeurs des indices a et a' est d'autant plus intéressante que, dans ce cas, les appendix masculina présents chez les individus en phase mâle persistent durant toute la phase femelle.

Indice a'

Deux populations ont été étudiées : elles comprenaient respectivement 376 individus en phase mâle et 692 individus en phase sexuelle femelle.

Dans le cas des premiers, nous avons observé que les diverses valeurs de l'indice a' étaient comprises entre les deux valeurs relatives limites $a' = 0,08$ et $a' = 0,10$, avec un optimum de fréquence pour $a' = 0,12$. En ce qui concerne les individus en phase sexuelle femelle, l'indice a' est compris entre $a' = 0,06$ et $a' = 0,12$, un optimum de fréquence correspondant à la valeur $a' = 0,12$.

Le calcul des moyennes vraies a donné les résultats suivants :

a'_m Mâle = 0,124, dans le cas des individus en phase mâle,

a'_m Femelle = 0,114, dans le cas des individus en phase femelle,

et

a'_m Mâle - a'_m Femelle = 0,010 $\pm$ 0,0006.
=====

La différence est donc significative, mais faible, et caractérise à priori le fait que les appendix masculina, présents chez cette espèce durant la phase mâle et toute la phase femelle, ne régressent que légèrement au cours de cette dernière période.

Indice a

Les recherches ont porté sur deux lots comprenant respectivement 432 Cymothoadiens en phase mâle et 712 Nerociles en phase femelle. Les résultats obtenus nous permettent de caractériser ces deux phases de la façon suivante :

Chez les parasites en phase sexuelle mâle, les valeurs de l'indice a sont comprises entre a = 0,60 et a = 1,20, un optimum de fréquence correspondant à la valeur a = 1,00. Dans le cas des individus en phase femelle, les diverses valeurs pour l'indice a oscillent entre deux valeurs extrêmes, a = 0,34 et a = 0,92, un optimum de fréquence correspondant, dans ce deuxième cas, à la valeur a = 0,70.

Le calcul des moyennes vraies, l'estimée de la différence et de l'intervalle de confiance a donné les valeurs suivantes :

am Mâle = 0,955, dans le cas des individus en phase mâle.

am Femelle = 0,692, dans le cas des individus en phase femelle.

et

am Mâle - am Femelle = 0,263 ± 0,0054.

=====

La différence entre les deux valeurs moyennes am Mâle et am Femelle est donc significative ; plus faible cependant que dans le cas des deux espèces précédentes, Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), elle représente, comme dans le cas de l'indice a', une régression moins importante de l'appendix masculina durant la phase sexuelle femelle.

c) - Conclusions :

(Tableau récapitulatif)

Les appendix masculina, processus styloforme portés par les endopodites des pléopodes de la deuxième paire, sont des caractères sexuels très fluctuants dans la famille des Cymothoïdæ ; certains, même durant la phase sexuelle mâle, en sont dépourvus et c'est par exemple le cas des représentants de l'espèce Meinertia oestroïdes (Risso). Chez les Cymothoadiens qui possèdent de tels appendices, leur évolution est

.../...

GRAPHIQUE XXXVII :

Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Diagramme de fréquence des valeurs des indices a et a'.

- En Abscisses : Les diverses valeurs des indices a et a'.

- En Ordonnées : Les fréquences correspondantes.

-FREQUENCE(f).

NEROCILA Orbigny Schioedte et Meinert.

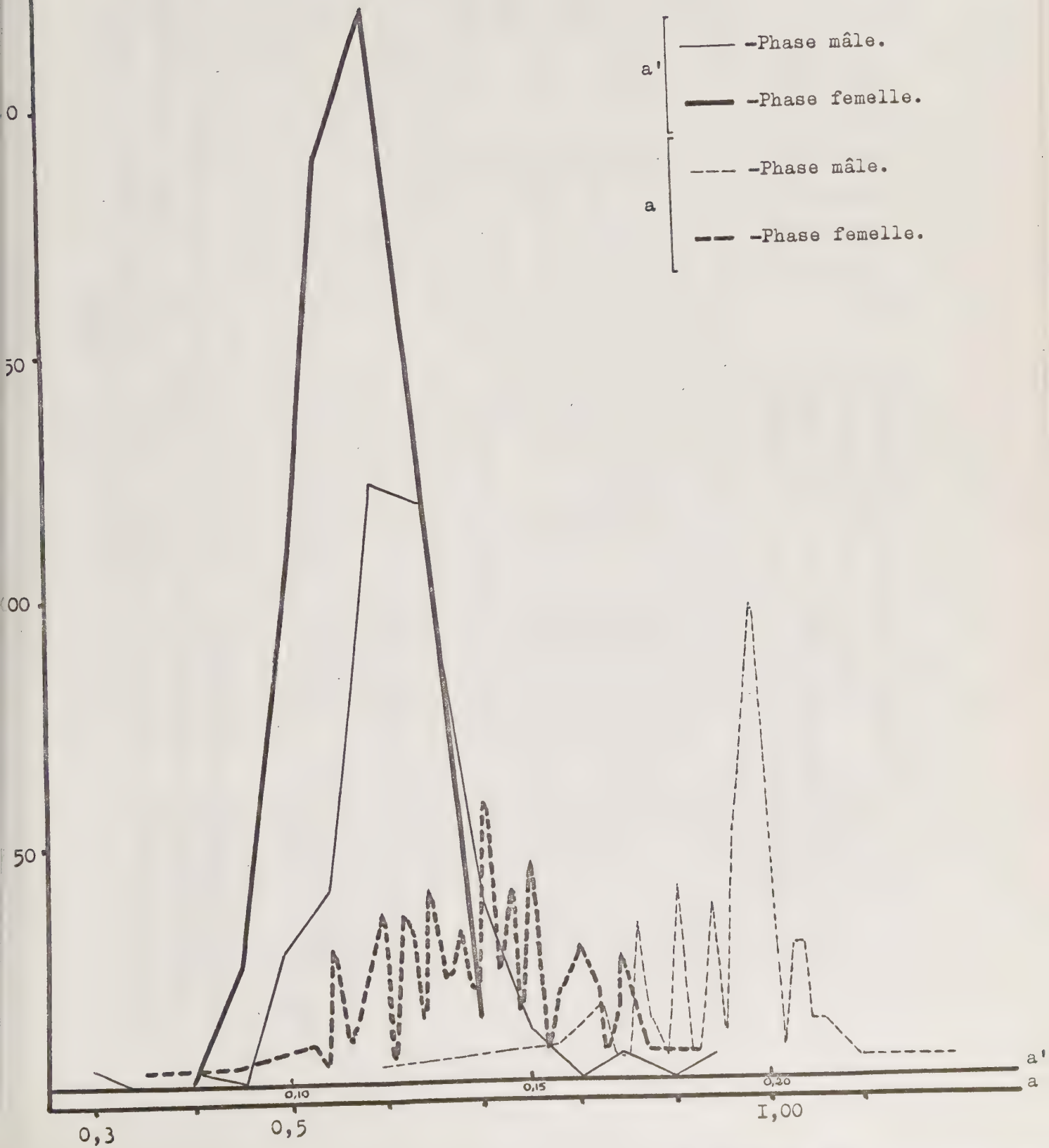


TABLEAU RECAPITULATIF

Indices a et a' :

Tableau récapitulatif pour les individus en phase mâle et en phase femelle des

six espèces : *Emetha Audouinii* (Milne Edwards), *Weinertia oestroides* (Risso), *Weinertia parallela*

(Otto), *Mothocya epimerica* Costa, *Anilocra physodes* (L.) et *Nerocila orbigny* Schloedde et Weinert.

ESPECES	I N D I C E a				I N D I C E a			
	Phase mâle	phase femelle 1	Phase 2	Phase mâle	Stade femelle 1	Stade 2		
<i>Emetha Audouinii</i>	1 : 0,06 : 0,18	2 : 0,12 : /	1 : / : /	2 : / : /	1 : 0,60 : 1,05	2 : / : /	0	0
<i>Weinertia oestroides</i>	/	/	/	/	/	/	/	/
<i>Weinertia parallela</i>	0,07 : 0,17	0,13 : /	/ : /	0 : 0,80 : 1,30	/ : /	/ : /	0	0
<i>Mothocya epimerica</i>	0,06 : 0,17	0,13 : 0,04 : 0,11	0 : 0,48 : 1,00	0,06 : 0,68 : 0				
<i>Anilocra physodes</i>	0,08 : 0,16	0,11 : 0,02 : 0,11	0 : 0,60 : 0,88	0,10 : 0,30 : 0				
<i>Nerocila Orbigny</i>	0,08 : 0,19	0,12 : 0,06 : 0,14	/ : 0,60 : 1,00	0,34 : 0,70 : /				

N.B. :

Stade 1 : Stade femelle avec appendix masculina.

Stade 2 : Stade femelle sans appendix masculina.

Colonne 1 : Valeurs limites.

Colonne 2 : Optimum de fréquence.

différente suivant les genres et les groupes écologiques précédemment définis. Ainsi, chez les parasites appartenant aux deux genres Emetha Schioedte et Meinert et Meinertia Stebbing, qui durant la phase sexuelle mâle possèdent des appendix masculina bien développés, ces appendices ne subsistent jamais durant la phase femelle ; leur regression et leur disparition est totale au cours de l'inversion sexuelle. Chez les représentants des deux genres Mothocya Costa et Anilocra Leach, les appendix masculina subsistent pendant un temps plus ou moins long chez les individus en phase sexuelle femelle ; la regression commencée pendant l'inversion sexuelle, se poursuit pendant un certain temps au cours de la phase femelle, jusqu'à la disparition totale des appendices. Une dernière espèce, Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, se caractérise par la persistance des appendix masculina durant toute la phase femelle.

- Si, à la suite des recherches de JUCHAULT (1966) chez Anilocra frontalis Milne Edwards, on représente en % la diminution de la valeur des indices a et a' , on constate que (les valeurs moyennes sont seules considérées 101) :

- Si la diminution est de 100 % chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto), lors du passage de l'état mâle à l'état femelle.

- Elle est de 2,4 % pour a' et 31,5 % pour a , lors du passage de l'état mâle à l'état femelle avec toujours appendix masculina, chez Mothocya epimerica Costa ; 5,2 % pour a' et 48,7 % pour a chez Anilocra physodes (L.) ; 1,00% pour a' et 26,3 % pour a chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.

Par conséquent, on peut conclure que la regression complète de l'appendix masculina chez les deux premières espèces, est pour les trois dernières variable en intensité suivant le parasite considéré. La regression la plus intense, si on considère le passage de l'état mâle à l'état femelle avec encore des appendix masculina visibles, caractérise l'espèce Anilocra physodes (L.) ; La plus faible (en considérant dans ce cas, l'ensemble de la population femelle) correspond à l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert. Ceci paraît, à priori, assez normal si

l'on considère que ces individus gardent leurs appendices durant toute leur existence ; un cas intermédiaire, en ce qui concerne l'intensité de la régression, est représenté par Mothocya epimerica Costa.

III) - CARACTERES SEXUELS EXTERNES FEMELLES LIES A LA FECONDATION, LA PONTE ET L'INCUBATION :

Ces caractères sont principalement au nombre de trois :

- Les orifices génitaux externes femelles.
- Les oostégites et la cavité incubatrice ou marsupium.
- Les modifications des maxillipèdes.

A) - Les orifices génitaux externes femelles :

A leur sujet et dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), MONTALENTI (1941) indique que : "les oviductes ne possèdent pas de débouché pendant toute la phase sexuelle mâle, le stade de transition et le début de la phase femelle (c'est ce que l'auteur désigne sous les termes "stade femelle vierge") ; C'est seulement, d'après MONTALENTI, la mue qui libère les oostégites et conduit au stade VI qui ouvre un orifice au niveau de chacun des deux oviductes".

D'après JUCHAULT (1966) au contraire, et à propos de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards, chez les individus "intermédiaires", c'est à dire en phase d'inversion du sexe, les ovocytes se développent et les oviductes s'ouvrent à l'extérieur.

Nos observations menées sur les six espèces retenues viennent plutôt, semble-t-il, à l'appui des indications du dernier auteur :

Ainsi, nous avons remarqué que c'est durant la phase mâle que les oviductes, d'abord sous forme de fins cordons pleins et incomplets, atteignent la face interne ventrale du corps au niveau des bords latéraux du cinquième sternite. Dès l'achèvement de la phase sexuelle mâle,

ils présentent déjà (quoique une lumière ne soit pas encore visible parfois) une ouverture vers l'extérieur en forme d'incisure très étroite, à bords sensiblement contigus, percée à travers la couche cuticulaire sternale. C'est au moins durant le stade intermédiaire, ou au cours de l'inversion du sexe, que la lumière des oviductes se différencie complètement et devient bien visible. Les orifices restent pratiquement inchangés et débouchent à la base des coxas des péréiopodes de la cinquième paire. Récemment SZIDAT (1965), à propos de l'espèce Meinertia gaudichaudii (Milne Edwards), indique que les deux orifices génitaux femelle sont situés sur le septième anneau thoracique. C'est là une position qui nous paraît peu vraisemblable. C'est à la suite des mues parturielles que les orifices acquièrent une taille supérieure permettant en particulier la ponte.

Il y a donc toujours une évolution en plusieurs stades que ce soit des oviductes proprement dits ou des ouvertures correspondantes, et cette évolution débute dès la phase mâle. Les ouvertures des oviductes, en particulier, sont présentes bien avant la mue parturielle ; cette dernière modifiera cependant la taille de ces orifices pour permettre la ponte.

Ces modalités ne sont pas sans rappeler celles qu'indiquent SARS (1867), LEICHMANN (1890), TCHETWERIKOFF (1911), MAERCKX (1930), et BALESDENT-MARQUET (1964), au sujet de la reproduction de l'espèce Asellus aquaticus L. Ces auteurs distinguent en effet, en ce qui concerne la morphologie des deux aspects acquis par les orifices externes des oviductes :

- Une forme fonctionnelle (au moment de la mue parturielle et pendant toute l'incubation), en orifice agrandi.
- Des formes non fonctionnelles qui se ramènent, en fait, à de simples fentes à bords contigus.

Il paraît donc exister une homologie certaine entre les modalités précitées et les faits que nous avons observés chez les Cymothoidae.

.../...

B) - Les lamelles et les cavités incubatrices :

I) - Généralités :

Une fois la ponte achevée, les oeufs sont maintenus dans le marsupium, constitué par cinq paires d'oostégites ou lamelles incubatrices, souvent très proéminentes du côté ventral. C'est en particulier le cas pour l'espèce Mothocya epimerica Costa ; Mais dans la majorité des cas, les cavités incubatrices présentent un développement sensiblement équivalent du côté ventral et du côté dorsal, comprimant alors une partie des organes internes. Un ensemble de formations autres que les oostégites s'associent à ceux-ci, dans certains cas, pour la constitution des chambres incubatrices. Rappelons que les oostégites représenteraient vraisemblablement les epipodites des péréiopodes qui auraient subi une rotation de 180° (VANDEL, 1925).

Le développement des oostégites a été successivement étudié, chez les Isopodes, par LEICHMANN (1891), VAN EMDEM (1922), PATANE (1936) en particulier. Par la suite, en 1964, BALESDENT-MARQUET, chez Asellus aquaticus (L.), apporte des précisions très intéressantes sur l'évolution de ces formations en rapport avec le cycle sexuel ; En particulier, l'auteur, et au sujet des lamelles incubatrices, distingue deux formes :

- La forme fonctionnelle, dont la période de formation est contemporaine de la vitellogénèse dans l'ovaire.

- Des formes non fonctionnelles, caractérisées en particulier par une forme réduite et apparaissant en dehors des incubations.

D'autres auteurs ont évidemment étudié les oostégites des Isopodes d'un point de vue descriptif.

Chez les Cymothoidae, malgré la carence des recherches, les résultats sont contradictoires :

Ainsi, à leur sujet et en ce qui concerne l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), MONTALENTI indique simplement qu'ils sont portés par les cinq premiers segments péréiaux libres. Il ajoute que, chez les individus en phase femelle dont la vitellogénèse est très avancée, on les voit trans-

paraître sous les téguments qui, éliminés à la mue suivante, les laissent libres. (MONTALENTI, 1941).

En ce qui concerne l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards, LEGRAND (1952) précise au contraire que ces lames incubatrices ne sont pas portées, comme l'indique MONTALENTI, par les cinq premiers péréionites mais par les quatre premiers et le sixième, le cinquième n'en présentant pas. A cela LEGRAND ajoute simplement quelques indications concernant l'agencement des diverses lames, leur taille ; il précise, en particulier, que les oostégites de la dernière paire recouvrent un repli du septième sternite qui ferme la cavité incubatrice vers l'arrière et que celles de la première paire recouvrent partiellement la base de la tête, comme chez les Aegidae et les Cirolanidae.

- Résultats personnels :

2) - Structure des oostégites :

En forme de lames minces, de formes et de tailles diverses, les oostégites présentent une structure sensiblement identique à celle que l'on observe pour les lames pleopodiales. A l'extérieur, on remarque d'abord une couche cuticulaire mince, qui, par endroits, présente des renforcements. Au dessous est située une assise hypodermique, qui existe d'ailleurs seule au début du développement des lamelles incubatrices, et qui correspond à un repli de l'hypoderme sternal. Dans une lame et entre les deux assises cellulaires qui se font face, on observe des ponts intercellulaires, homologues des "ponts de Huet" des pléopodes.

3) - Développement général :

Bien avant la mue parturielle qui les libèrera, les oostégites apparaissent sous forme de replis ventraux de l'hypoderme des sternites correspondants. La couche hypodermique constitutive y apparaît constituée par plusieurs assises de cellules ; les ponts intercellulaires sont présents dès les premiers stades de développement et, entre les deux assises hypodermiques symétriques, on remarque la présence d'un conjonctif

plus ou moins adipeux avec des cellules sanguines. Au fur et à mesure de leur évolution, les ébauches des lames incubatrices prennent un aspect foliacé, froissé, avec de nombreuses plicatures.

Précisons également que la couche hypodermique ventrale, mince et dont les noyaux sont normaux à chromatine normalement répartie et avec un nucléole, évolue dans les ébauches des oostégites en une formation pluristratifiée avec, suivant les zones, soit des cellules semblables à celles de l'hypoderme sternal soit des cellules à noyaux très chromophiles, avec le plus souvent deux nucléoles, et plus petits. Cette modification particulière est certainement imputable à des processus de multiplication.

Les lamelles incubatrices sont visibles sous la cuticule sternale, bien avant la mue qui les libérera. Elles se forment dans l'ordre et successivement d'arrière en avant, celles de la cinquième paire étant, dans ces conditions, les premières à apparaître. Les ébauches de ces formations pourront apparaître, dans certains cas (Meinertia oestroides (Risso), par exemple), dès la fin de la phase sexuelle mâle pour les ébauches des oostégites de la cinquième paire, et durant le stade intermédiaire ; quoiqu'il en soit, l'évolution de ces appendices est contemporaine de la vitellogénèse dans les ovaires.

4) - Au sujet du développement métamérique :

Nous avons précisé ci-dessus qu'il subsistait dans la littérature une contradiction en ce qui concerne la métamérisation des oostégites fonctionnels : Pour MONTALENTI (1941) en particulier, ces formations sont portées par les cinq premiers péréionites libres ; Pour LEGRAND (1952), la cinquième paire d'oostégites dépend du sixième sternite ; le cinquième n'en présente pas d'après l'auteur.

Nos observations nous permettent de préciser que, conformément aux indications de VAN EMDEM (1922) et MONTALENTI (1941), les cinq paires de lamelles incubatrices sont bien portées, du moins au début

.../...

de leur développement, par les cinq premiers sternites. Chez les représentants des cinq genres Emetha Schioedte et Meinert, Meinertia Stebbing, Mothocya Costa, Anilocra Leach et Nerocila Leach, les oostégites, constituant la cavité incubatrice des individus en phase sexuelle femelle gestants, se forment bien à partir des cinq premiers segments thoraciques libres. Il est aisé de s'en rendre compte. En effet :

- Bien avant le début du développement des oostégites, on remarque, sur la face sternale des animaux, des formations à chitinisisation renforcée, en disposition métamérique, et qui permettent de suivre l'évolution des oostégites. Ces formations, que nous appelons "pièces sternales" et qui correspondent certainement à des prosternites (VANDEL, 1944), sont en particulier bien distinctes chez les représentants des trois espèces Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert. En ce qui concerne les pièces sternales, qui correspondent en fait à des épaisissements cuticulaires, précisons qu'elles sont latérales, disposées métamériquement le long de la bordure proximale de chaque sternite, perpendiculairement ou très légèrement obliques par rapport à l'axe de symétrie longitudinal des animaux. D'autre part, toutes sauf celles du péréonite I qui sont indissociables du segment thoracique correspondant, présentent une pseudo-articulation avec les épimères et les tergites correspondants. Ces pièces sternales, bien individualisées au niveau des sternites 2 à 7, sont de tailles variables, croissant depuis celles de la deuxième paire jusqu'à celles de la cinquième ; les formations correspondantes de la sixième paire sont généralement un peu plus petites que celles des sternites cinq, dont la taille équivaut sensiblement celle des pièces sternales 7.

Ces formations symétriques sont réunies, au niveau de la bordure proximale de chaque sternite, par des bandes claires transversales allant de l'une à l'autre. Sur coupes histologiques, on remarque que ces bandes claires correspondent également en fait à des épaisissements cuticulaires, et représentent la séparation de deux segments successifs du côté ventral.

Il résulte de la présence conjointe de ces deux types

.../...

de formations (Pièces sternales et bandes claires de chitinisisation), une matérialisation ventrale de l'individualité de chaque segment thoracique qui permet, en particulier, de localiser avec précision l'origine exacte des divers oostégites, leur disposition étant par la suite souvent compliquée par l'adjonction de formations annexes.

Dans ces conditions, et en particulier pour ce qui est des oostégites de la cinquième paire, on constate qu'ils prennent bien naissance au niveau du sternite V. Les diverses lames incubatrices apparaissent, au début de leur développement, sous forme de petites formations ovalaires (replis hypodermiques), qui se situent latéralement au niveau de chacun des cinq premiers sternites, à mi-distance environ entre les péréiopodes correspondants et l'axe de symétrie longitudinal du corps. Durant les premiers stades de développement, la taille de ces ébauches n'est que très légèrement différente des premières aux dernières. Par la suite, un dimorphisme en taille très net s'accroîtra, des oostégites de la première paire à ceux de la dernière. D'ailleurs l'importance de ce phénomène est cependant variable suivant les espèces considérées.

- Au cours de l'évolution des lamelles incubatrices, on peut se rendre compte qu'aux "pièces sternales" correspondent des formations sous-jacentes homologues et situées sur le même plan (matérialisées par la couche hypodermique sternale) que les ébauches des oostégites. Ces deux types de formations évoluent conjointement : les ébauches des oostégites, en particulier, croissent énormément en taille, tant et si bien qu'elles prennent, comme nous l'avons déjà indiqué, un aspect très plissé; les pièces sternales sous-jacentes se développent également, mais d'une manière bien moins spectaculaire. En fin d'évolution, les deux formations (pièces sternales - oostégites) se rejoignent et c'est de leur association que résulte la constitution des diverses lamelles de la cavité incubatrice. Ce sont en particulier les pièces sternales qui en constitueront l'armature, particulièrement bien développée chez les représentants des deux genres Anilocra Leach et Nerocila Leach. C'est leur pseudo-articulation au niveau des pièces épimériennes et des tergites correspondants qui permettra des

.../...

mouvements légers de ces lames marsupiales. Les pièces sternales peuvent d'ailleurs, suivant les espèces et les diverses lames, évoluer en forme de baguettes plus ou moins rigides et à cuticule épaissie, ou en forme de palettes bien individualisés et c'est le cas, en particulier, pour les oostégites de la cinquième paire chez Anilocra physodes (L.) par exemple.

Remarquons également que les pièces sternales des Cymothoidae ne paraissent pas sans rapport avec les formes non fonctionnelles des oostégites d'Asellus aquaticus (L.), telles que les définit BALESDENT-MARQUET (1964).

- Cas particulier des oostégites de la cinquième paire :

C'est au sujet de la disposition métamérique dans les lames incubatrices de la dernière paire qu'une contradiction existe entre les précisions de MONTALENTI et celles de LEGRAND.

Une étude du développement et de l'origine de ces formations liées à l'incubation, que nous avons poursuivie, paraît à priori confirmer les indications de MONTALENTI. Toutefois, l'examen des dernières modalités de leur développement et de la mise en place ultime de ces appendices vient au contraire rendre compte, semble-t-il, des divergences existant entre les données de MONTALENTI et les résultats obtenus par LEGRAND :

- Considérons d'abord le cas des parasites appartenant à la catégorie des Cymothoadiens "buccaux". Le développement est conforme au schéma général pour les oostégites des quatre premières paires et résulte, comme nous venons de l'indiquer, d'une évolution coordonnée des ébauches des lamelles proprement dites et des pièces sternales correspondantes. En fin d'évolution, ces dernières conservent encore l'aspect de bandes étroites, à cuticule plus épaisse, constituant en fait l'armature de l'oostégite. A chacune de ces lamelles marsupiales correspond une seule formation de soutien, celle qui dérive du sternite qui a donné naissance à l'oostégite considéré .

Dans le cas des lamelles de la cinquième paire,

.../...

- FIGURES 6 à 9 -
=====

APPAREIL GENITAL EXTERNE FEMELLE.

Les Cavités incubatrices.

Figure 6 : - Parasites buccaux : Emetha Audouinii (Milne Edwards).
Vue sternale.

Figure 7 : - Parasites branchiaux : Mothocya epimerica Costa.
Vue sternale.

Figure 8 : - Parasite de surface : Nerocila Orbignyi Schioedte et
Meinert - Vue sternale.

Figure 9 : - Bopyridae - Vue latérale.

mxp : Maxillipèdes.

a : Antennules et antennes.

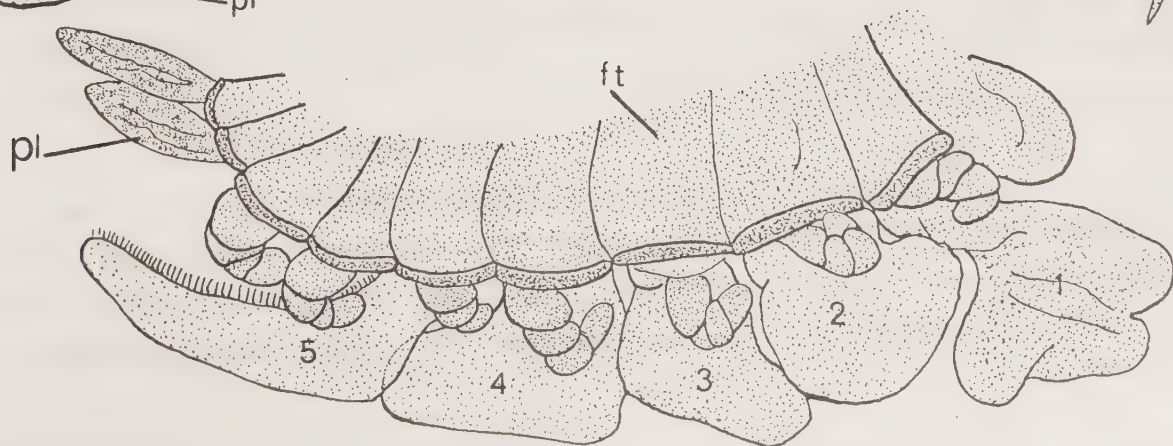
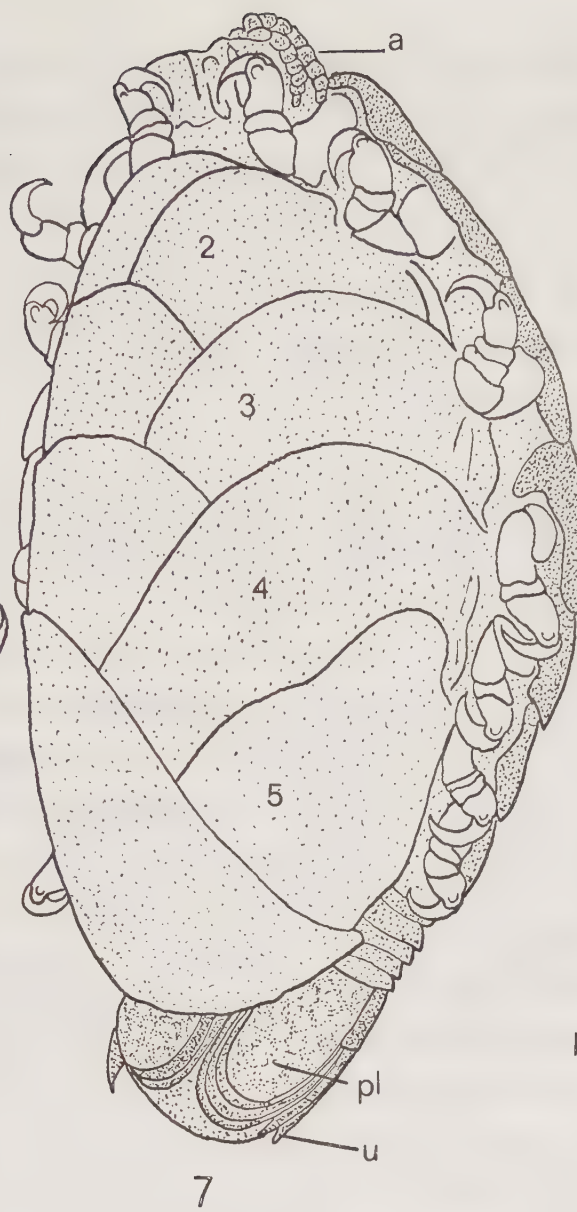
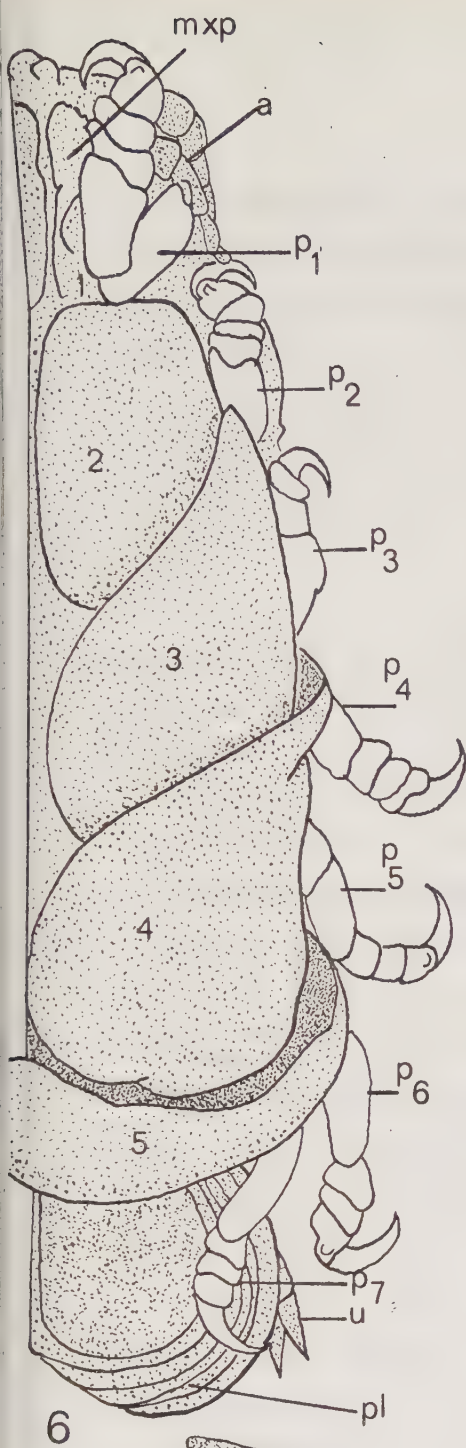
P₁ - P₇ : Péréiopodes 1 à 7.

1,2,3,4,5 : Oostégites 1 à 5.

u : Uropodes.

pl : Pléopodes.

Ft : Face tergale.



l'évolution est sensiblement différente, en ce sens que les ébauches de ces oostégites augmentant de taille au cours du développement, en particulier vers l'extrémité distale des animaux ; Elles viendront se relier aux pièces sternales correspondantes dépendant du sternite 5, constituant ainsi une armature antérieure ; mais elles se relient également aux pièces sternales du sternite 6, réalisant ainsi une ossature médiane. Chez ces animaux, ces deux pièces conservent cependant un aspect en bande étroite de développement relativement faible.

- Chez les Cymothoadiens appartenant aux catégories écologiques des parasites "branchiaux" ou de "surface", cette évolution est encore plus nette, accentuée par un développement plus important pris par les pièces sternales des péréionites cinq et six. Déjà bien amorcée chez Mothocya epimerica Costa, davantage encore chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, cette évolution atteint son plein épanouissement chez Anilocra physodes (L.).

Chez cette espèce, le développement des oostégites de la cinquième paire (comme d'ailleurs pour les autres lames incubatrices), résulte de la même façon d'une évolution coordonnée des ébauches hypodermiques des lames proprement dites et des pièces sternales latérales. Les ébauches hypodermiques, comme dans le cas précédent, prennent en particulier un grand développement vers l'extrémité distale des animaux ; au cours de leur évolution, elles viennent établir leur jonction avec les pièces sternales du cinquième sternite, au niveau de leur bord proximal et avec les formations homologues dépendant du sixième sternite, au niveau de leur tiers antérieur. D'ailleurs, les deux pièces sternales 5 et 6, d'un même côté, sont reliées entre elles par une membrane chitineuse mince, qui court également le long de l'un et l'autre des bords latéraux du corps mais qui, à ce niveau, est particulièrement bien développée.

Il résulte alors de l'évolution conjointe de ces deux formations, lamelles incubatrices et pièces sternales, que les oostégites de la cinquième paire, une fois libres, s'ils sont reliés directement aux pièces sternales antérieures du sixième sternite, ne le sont qu'indirectement

à celles du segment cinq, par l'intermédiaire de la bandelette chitineuse latérale dont nous venons de parler. Il semble bien, à ce moment là, que ce soit en fait les pièces sternales du sixième péréionite qui soient prédominantes (ce qui paraît rejoindre les indications de LEGRAND, 1952) ; En effet d'une part, leur liaison directe aux oostégites correspondants est nette, mais d'autre part, elles se développent énormément par rapport aux formations homologues situées immédiatement en avant ; Elles se montrent alors sous forme de formations triangulaires élargies.

On retrouve une disposition sensiblement analogue chez les deux espèces Mothocya epimerica Costa et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, mais les pièces sternales du sixième sternite sont alors moins bien développées.

Par conséquent, il est bien démontré que les cinq paires de lamelles incubatrices, constituant le marsupium des individus en phase sexuelle femelle des Cymothoidae, tirent leur origine de l'hypoderme des cinq premiers sternites thoraciques ; d'autre part, cette dépendance est encore nette en ce qui concerne les oostégites fonctionnels dans le cas des parasites "buccaux" ; Par contre un développement important des lames incubatrices vers l'arrière, en particulier chez les Cymothoadiens de "surface", donne lieu à une évolution ultime et à une disposition particulière qui masquent la disposition primitive.

D'ailleurs, nous avons vérifié que chez les Bopyridae, que l'on peut rapprocher des Cymothoidae pour de nombreuses raisons, les oostégites de la cinquième paire, reconnaissables en outre car ils portent une frange continue de soies, sont bien portés par le péréionite cinq.

5) - Morphologie comparée :

Suivant l'espèce, le genre ou la catégorie écologique à laquelle on s'adresse, et comme les variations constatées dans le développement le laissent déjà présager, les cavités incubatrices présentent des conformations sensiblement différentes.

.../...

- FIGURES 10 à 14 -

=====

APPAREILS GENITAUX EXTERNES FEMELLES DES CYMOTHOIDAE.

Les Cavites incubatrices.

Figure 10 : - Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert:

Ebauches des Oostégites - Vue sternale.

Figure 11 : - Anilocra physodes (L.) :

Ebauches des Oostégites - Vue sternale.

Figure 12 : - Anilocra physodes (L.) :

Ebauches des Oostégites avant leur liaison avec les pièces sternales.

Figure 13 : - Détail de l'articulation de l'Oostégite 5.

Anilocra physodes (L.) - Vue sternale.

Figure 14 : - Anilocra physodes (L.) :

Détail de la bordure postérieure de la cavité incubatrice au niveau du péréionite 7.

Ci : - Cavité incubatrice.

a : - Antennules et Antennes.

1 - 7 : - Sternites 1 à 7.

Ps : - Pièces sternales.

eo : - Ebauches des oostégites.

p : - Péréiopodes.

Ab : - Abdomen.

Ps₅ : - Pièce sternale 5.

Ps₆ : - Pièce sternale 6.

O₅ : - Oostégite 5.

P₅ : - Péréiopodes 5.

P₆ : - Péréiopodes 6.

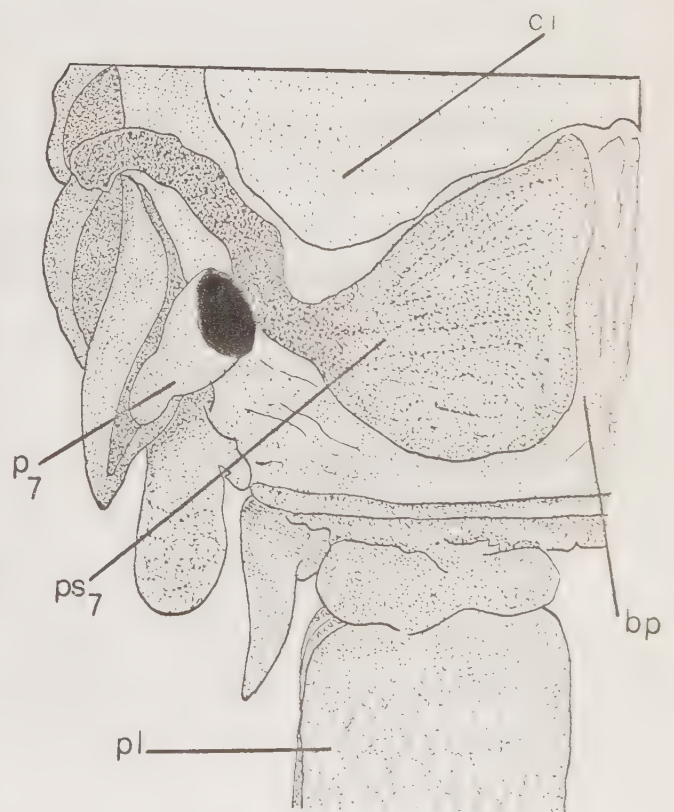
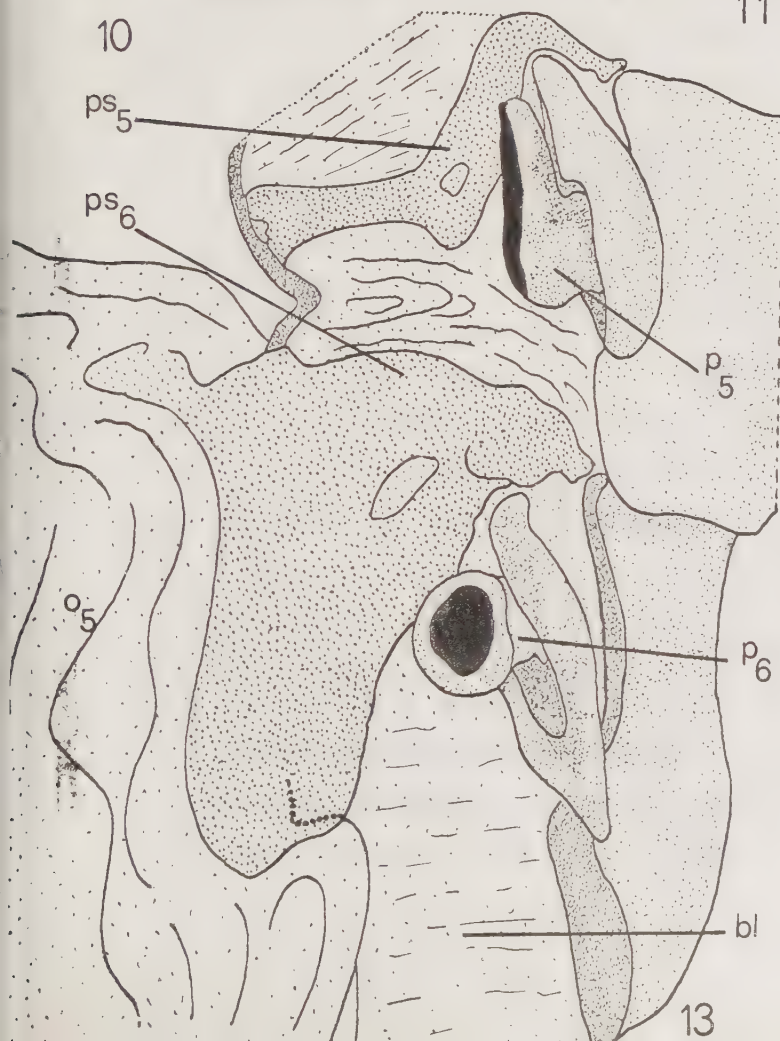
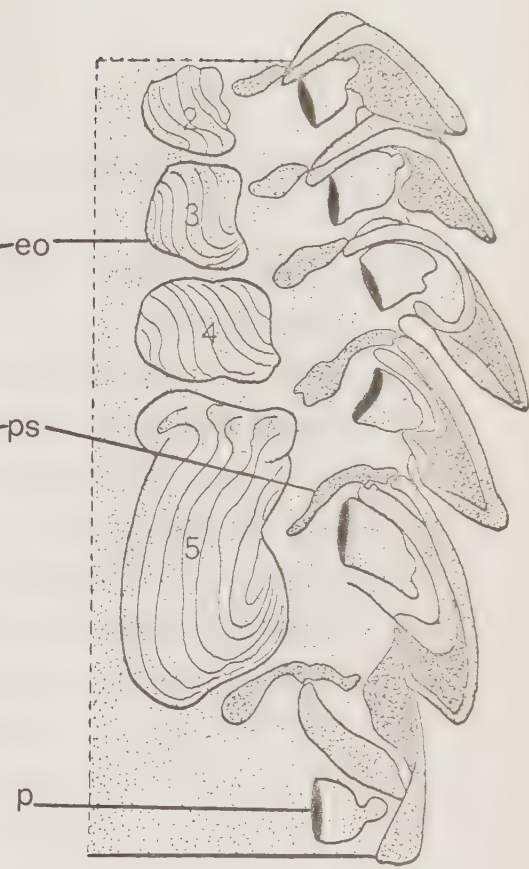
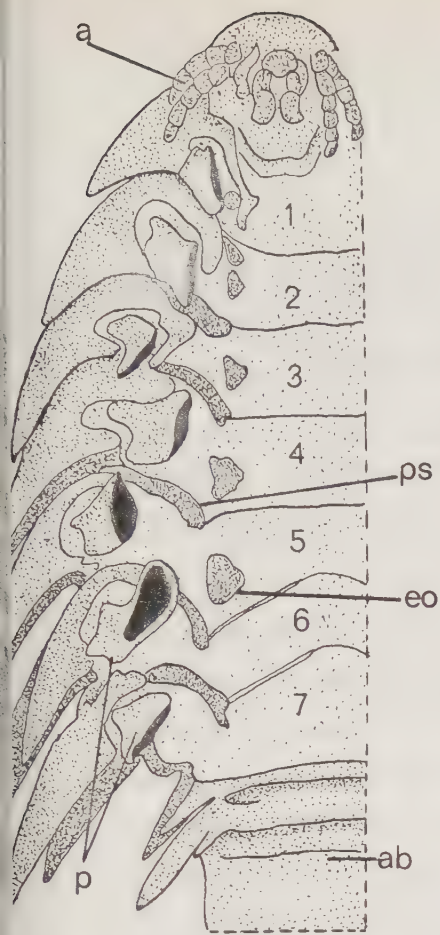
Bl : - Bandelette latérale.

P₇ : - Péréiopodes 7.

Ps₇ : - Pièce sternale 7.

Bp : - Bandelette postérieure.

.../...



a) - Cas des parasites "buccaux" :

La constitution en est sensiblement la même chez Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso).

Chez ces parasites, le caractère que l'on constate tout d'abord est la fragilité de la chambre incubatrice dont les lames, d'ailleurs minces, se disjoignent très facilement et peuvent s'écarter énormément les unes des autres. Cela tient principalement, semble-t-il, à la faiblesse de l'armature déjà signalée. Les oostégites des différentes paires se recouvrent partiellement d'arrière en avant, chacun, d'un même côté, recouvrant le tiers postérieur environ de celui qui le précède. D'autre part, leurs tailles respectives, au moins pour ceux de la deuxième à la cinquième paire, ne s'accroissent que très légèrement d'avant en arrière.

Ceux de la première paire, dont la constitution est différente des autres, prennent la forme d'un dièdre droit, la portion antérieure étant parallèle au profil horizontal du corps et recouvrant une partie des pièces buccales, en particulier des maxillipèdes ; La moitié distale est perpendiculaire au profil horizontal de l'animal ; Par ailleurs, elle est recouverte par la partie tout à fait proximale des oostégites de la deuxième paire. La ligne d'angle du dièdre correspond sensiblement à l'emplacement de la pièce sternale. Les oostégites des trois paires suivantes sont en forme de lames simples, sensiblement trapézoïdaux et convexes ; ils passent légèrement d'un côté à l'autre ; Ceux de la cinquième paire recouvrent, par leur tiers proximal, le bord postérieur des oostégites IV, tandis qu'au niveau de leurs deux tiers distaux, ils sont réfléchis ventro-dorsalement, perpendiculairement au plan horizontal de l'animal, constituant ainsi une sorte de bouclier postérieur pour la cavité incubatrice. A celui-ci s'ajoute, dépendant de la surface sternale postérieure du septième péréionite, un soulèvement très faible, mou et très peu différencié.

Chez les Cymothoadiens appartenant à la catégorie écologique des parasites "buccaux", la caractéristique la plus importante est

la faiblesse de la cavité incubatrice dont les lames, très minces, ne sont que très légèrement jointives.

b) - Cas des parasites "branchiaux" :

En ce qui concerne la morphologie d'ensemble des chambres d'incubation, c'est une constitution sensiblement identique à la précédente que l'on retrouve chez Mothocya epimerica Costa.

Précisons tout d'abord que chez cette espèce, relativement petite, les chambres incubatrices prennent, au cours de la gestation, un développement énorme. De structures assez semblables à celles des cas précités, que ce soit en ce qui concerne la taille des oostégites, leur morphologie etc..., les cavités incubatrices, chez cette espèce, en diffèrent cependant par une caractéristique importante : les lames en sont nettement plus jointives, se recouvrant intimement comme les ardoises d'un toit ; ceci est imputable à un développement plus important des oostégites en largeur et à une solidité accrue des armatures dérivant des pièces sternales.

c) - Cas des parasites de "surface" :

- Ce que l'on remarque tout d'abord, quand on examine les cavités incubatrices des parasites appartenant aux deux genres Anilocra Leach et Nerocila Leach, c'est que l'évolution au point de vue de la solidité de ces formations, déjà manifeste quand on compare les parasites "buccaux" aux parasites "branchiaux", s'accentue encore dans le cas des parasites de "surface". Ainsi, en particulier, les lames marsupiales sont plus rigides et il en est de même des armatures dérivant des pièces sternales. Les cinq paires d'oostégites, constituant en fait le toit du marsupium, sont d'ailleurs renforcées par le jeu d'une membrane chitinisée périphérique bien individualisée et que nous avons déjà signalée ; elle relie les divers oostégites d'un même côté entre eux, par leurs pièces d'articulation, et ferme la cavité incubatrice vers l'arrière, au niveau du bord distal du septième sternite. En outre, précisons que grâce à cette formation, les diverses lames d'un même côté sont plus intimement liées, les unes aux autres, chez

.../...

Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert que chez Anilocra physodes (L.).

C'est l'ensemble de ces deux types de formations, oostégites et membrane périphérique, qui, par des mouvements respectifs coordonnés, confère toute son originalité à ce type de marsupium.

- En comparaison également de ce que l'on observe dans le cas des espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso) (et dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa également), on remarque, chez Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, un dimorphisme de taille très net entre les divers oostégites d'un même côté ; Ceux des deux dernières paires sont beaucoup plus développés que les autres ; les lamelles incubatrices de la cinquième paire prennent une forme en lame horizontale (non réfléchie par conséquent, comme c'est le cas chez les parasites "buccaux" et "branchiaux"), très développée vers l'arrière, recouvrant même une partie des pléopodes. Ces oostégites étant horizontaux, le marsupium est cependant hermétiquement clos grâce à la présence de la bordure sternale postérieure du septième segment thoracique, bien individualisée dans ce cas.

Cette différence dans la répartition des tailles des lamelles incubatrices chez les parasites "buccaux" et "branchiaux" d'une part, chez les Cymothoadiens de "surface" d'autre part, est liée, semble-t-il, à une différence homologue existant dans la répartition des tailles respectives des divers péréionites : ainsi, chez les Anilocres et les Nerociles, les trois derniers segments thoraciques sont ensemble sensiblement aussi longs que le reste des péréionites. Au contraire, chez les Cymothoadiens appartenant aux deux genres Emetha Schioedte et Meinert et Meinertia Stebbing, les trois derniers péréionites réunis sont nettement plus courts que les quatre autres. Il semble donc bien qu'il existe une convergence entre la répartition des tailles (longueur) des divers péréionites d'une part et celles des lamelles incubatrices d'autre part.

- Chez les Cymothoadiens parasites de "surface", on peut

.../...

également remarquer une différence dans la participation effective des lames à la constitution du marsupium:

. Ainsi chez Anilocra physodes (L.), comme d'ailleurs chez Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto), Meinertia oestroides (Risso) et Mothocya epimerica Costa, toutes les lames participent effectivement à la constitution de la chambre incubatrice et la ponte durant l'incubation est répartie sur l'ensemble du marsupium.

. Au contraire, chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, seuls les oostégites de la quatrième et cinquième paire, beaucoup plus développés que les autres, interviennent d'une manière effective dans la constitution de la cavité incubatrice ; ceux des trois premières paires sont appliqués contre la face sternale du corps, réalisant une sorte de fermeture antérieure. Dans ce dernier cas, la ponte se localise uniquement, durant l'incubation, dans la partie postérieure de la chambre incubatrice, au niveau des oostégites IV et V.

- La solidité du marsupium chez les Anilocres et les Nerociles est encore accrue par la présence d'une fermeture distale très effective, prolongement de la bordure chitineuse périphérique déjà signalée et qui prend l'aspect d'un soulèvement en bande du bord distal du septième sternite ; cette formation est maintenue par deux armatures rigides prenant leur origine à partir des pièces sternales du péréionite VII.

Déjà très nette chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, où elle présente une forme triangulaire caractéristique, cette formation est encore plus différenciée chez l'Anilocre ; dans ce dernier cas, elle est plus solidement maintenue par deux pièces symétriques élargies en palette, représentant à elles seules presque toute la lame distale.

Il faut préciser également que la bande postérieure de fermeture est reliée aux oostégites de la cinquième paire, au niveau de la partie médiane externe de ces lames ; il résulte de cette disposition particulière que lorsque les lames incubatrices de la cinquième paire se soulèvent, pivotant sur leur articulation, la paroi distale du sternite VII devient verticale ;

ceci permet l'existence de mouvements légers d'ouverture et de fermeture des oostégites, sans compromettre la sécurité de la ponte.

6) - Conclusions :

Nous avons déjà précisé que certaines différences constatées entre les diverses espèces de Cymothodiens résultaient d'une convergence avec d'autres caractères structuraux caractérisant ces animaux (taille distincte des péréionites, dans le cas relevé à titre d'exemple).

En ce qui concerne plus particulièrement les différences constatées au sujet de la solidité des chambres d'incubation, des diverses lames, ainsi que leur jointivité, il paraît exister un rapport avec les caractéristiques écologiques des divers parasites. Le marsupium assurant, d'une part l'aération des oeufs durant leur développement, assume également une fonction de protection pour ces derniers. Dans ces conditions, il serait normal d'envisager, à priori, l'existence de chambres incubatrices plus solidement structurées chez les parasites de surface, soumis aux perturbations mécaniques les plus intenses, provoquées en particulier par les processus de nage des poissons hôtes ; c'est effectivement le cas. Au même ordre de fait paraît devoir être ramenée la disposition particulière du marsupium et de la ponte chez les Nerociles, une telle disposition, dans ces conditions, ne gênant pratiquement pas la fixation des parasites sur les nageoires des poissons.

Aux parasites "buccaux", ceux qui doivent craindre le moins l'intervention d'accidents mécaniques, correspondent, de la même façon, des chambres incubatrices faiblement structurées. Il est d'ailleurs évident que la jointivité des oostégites dans ce cas est surtout assurée grâce à l'application des parasites sur la langue ou la voûte palatine des hôtes (c'est du moins ce que paraissent indiquer les nombreuses pontes aberrantes obtenues quand on détache ces animaux).

En ce qui concerne les cavités marsupiales et les oostégites correspondants (ainsi d'ailleurs que les formations annexes) chez les Cymothodiens, nous sommes en présence de caractères sexuels femelles liés à l'incubation ;

Toutefois, leurs caractéristiques structurales sont, dans chacun des divers cas examinés, en rapport avec des caractéristiques bionomiques et écologiques plus ou moins précises.

C) - Les Maxillipèdes :

Des modifications morphologiques des maxillipèdes (s'accompagnant de modifications physiologiques) apparaissent lors des mues parturielles ; Elles sont connues depuis longtemps chez de nombreux Isopodes.

Elles ont été particulièrement bien étudiées chez l'Aselle commune, Asellus aquaticus L. (ROSENSTAEDT, 1888 - LEICHMANN, 1891 - RACOVITZA, 1919 - VAN EMDEN, 1922 - JANCKE, 1926 - GRAVIER, 1931 - BALESDENT-MARQUET, 1964) : l'épipodite de chaque maxillipède, placé près du plan sagittal, s'allonge en une palette munie de soies plumeuses sur son bord distal. L'ensemble des deux palettes est partiellement recouvert par les premiers oostégites, leur battement régulier servant à favoriser un courant d'eau autour des embryons.

Chez Caecosphaeroma burgundum Dollfus également, HUSSON et DAUM (1954) ont poursuivi des recherches précises sur ces appendices : ces deux auteurs signalent chez cette espèce, à la base de chacun des deux maxillipèdes et de chaque côté, deux prolongements lamellaires qui doivent être interprétés, d'après les auteurs, comme des caractères sexuels temporaires car ils ne se rencontrent ni chez les mâles ni chez les femelles immatures "Du côté externe, on trouve une lame qui se développe en même temps que les lamelles incubatrices son bord externe, en particulier, est garni de fines et longues soies serrées : lobe externe. Du côté interne se développe en même temps une autre lamelle, plus petite et subtriangulaire, s'insérant également à la base du corps du maxillipède : lobe interne". HUSSON et DAUM interprètent d'ailleurs ces formations de la façon suivante : "Alors que le lobe externe doit être interprété comme un oostégite rudimentaire dépendant du maxillipède, le lobe interne fonctionne physiologiquement comme "Wassers trudelapparat" et concourt au renouvellement de l'eau du marsupium ; les soies serviraient de filtre".

.../...

Chez les Cymothoadiens et plus particulièrement chez les espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Anilocra physodes (L.), MONTALENTI (1941) apporte quelques précisions sur ces appendices et leur évolution à partir de la phase mâle. Pour l'auteur, chez les individus en phase sexuelle femelle, ces pattes mâchoires cessent d'être au service de la bouche et se transforment en un organe lamelleux, assez compliqué, qui assume la fonction d'établir un courant d'eau au sein du marsupium. Ce sont ces indications qui sont d'ailleurs reprises par LEGRAND (1952).

1) - Modifications subies par les maxillipèdes :

- Chez les individus en phase mâle, les maxillipèdes très simples sont constitués par trois articles distincts : un article basal qui est courbé vers le bord externe de l'animal et qui porte un palpe qui ne comprend que deux articles ; l'article distal présente à son extrémité des soies épines souvent caractéristiques. C'est une structure qui se retrouve durant toute la durée de la phase sexuelle mâle. Ces appendices, difficiles à interpréter à priori, le sont, semble-t-il, aisément, si on examine les indications de VANDEL (1943) au sujet des maxillipèdes d'Idothea basteri et Tylos latreillei.

Ainsi les maxillipèdes à trois articles des Cymothoidae, après comparaison avec les appendices homologues des deux Isopodes précités, peuvent être interprétés de la façon suivante : le premier article, basal, résulte de la fusion, plus ou moins complète suivant les stades évolutifs (et cachant la constitution primitive), du coxa, du basis et de l'épipodite primitivement situé du côté externe. Alors que chez les Idotées et les Tylos un endite et un palpe sont portés par le basis, l'endite n'existe pas chez les Cymothoadiens. Contrairement à ce que l'on observe chez les Idotées dont le palpe comprend de 3 à 5 articles suivant les genres, le palpe du maxillipède des Cymothoidae ne comporte que deux articles seulement comme chez Tylos latreillei.

- Les maxillipèdes des individus en phase mâle vont subir des modifications, lors du passage de la phase mâle à la phase femelle, ainsi que chez les femelles ovigères.

Durant l'inversion sexuelle, et par conséquent le stade intermédiaire quand il est bien défini, les maxillipèdes subissent déjà de légères modifications d'ordre surtout métrique. Ainsi, on peut déjà entrevoir un élargissement, cependant faible, de l'article basal, mais la séparation entre coxa et basipodite est encore invisible. Au cours de la phase femelle, chez les individus non gestants, cette tendance est encore accentuée, rendant discernable également la distinction des deux articles précités.

Cependant, les modifications les plus spectaculaires interviennent au cours des mues parturielles. En effet, au stade de femelle ovigère, certains articles des maxillipèdes individualiseront des formations particulières, conférant à ces pattes mâchoires un aspect lamellaire. C'est ainsi qu'à ce moment là, le coxa, article basal, individualisera du côté externe de l'appendice, un processus lamelleux résultant d'une différenciation de l'épipodite (ce qui rejoint les indications de VANDEL, 1925, au sujet d'Asellus aquaticus (L.)), et du côté interne, une large formation également en lame. Le basipodite différencie de la même façon, du côté externe, un large processus lamelleux qui porte une bordure généralement continue de soies fines. Le palpe n'est que très peu modifié, mais, étant donné le développement pris par les autres parties de l'appendice, il prend un aspect rudimentaire.

En outre, précisons que les maxillipèdes correspondant aux appendices du premier segment thoracique vrai (fusionné au céphalon), les oostégites correspondant aux épipodites des péréiopodes (VANDEL, 1925), on est légitimement en droit d'estimer que les processus en lame (et en particulier l'externe), développés par le coxa des maxillipèdes, représentent l'homologue des oostégites. L'ensemble fonctionne comme "Wassers trudelapparat" (HUSSON et DAUM, 1954). Ce sont les soies de bordure de ces appendices qui assumeraient le rôle de filtre, empêchant les particules étrangères de pénétrer à l'intérieur du marsupium.

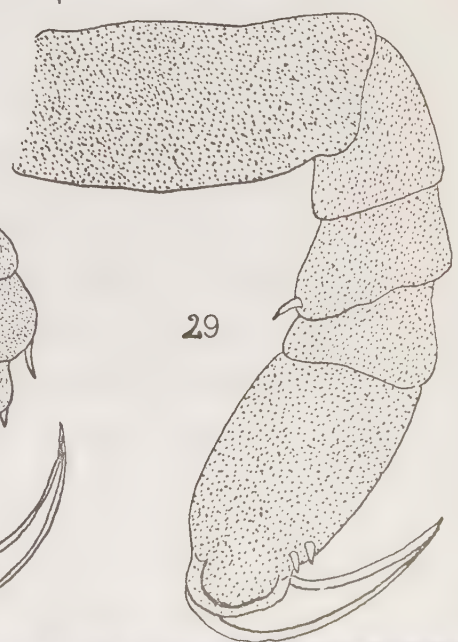
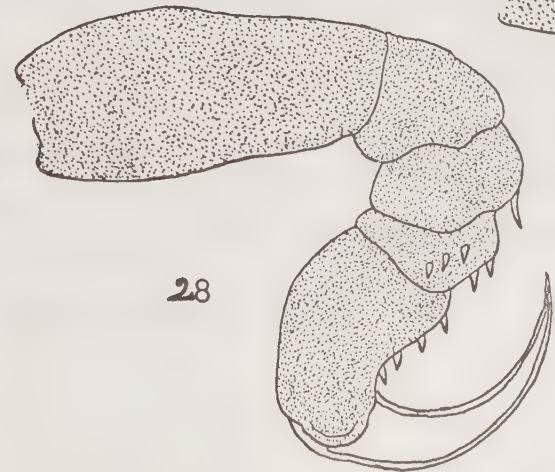
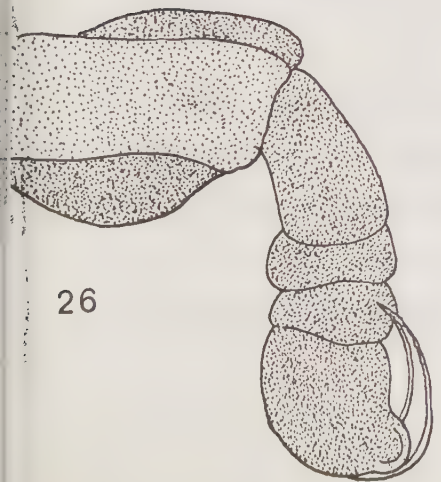
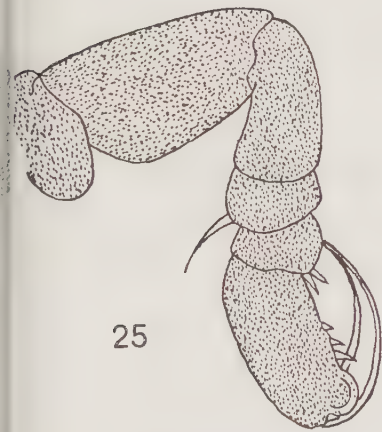
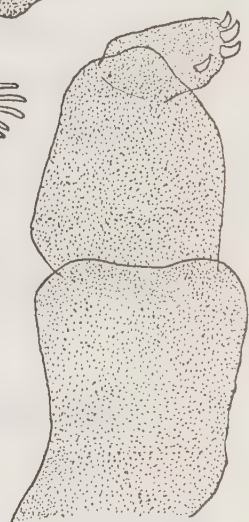
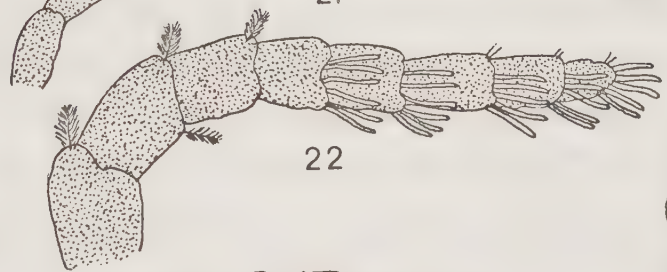
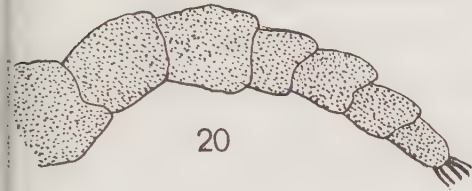
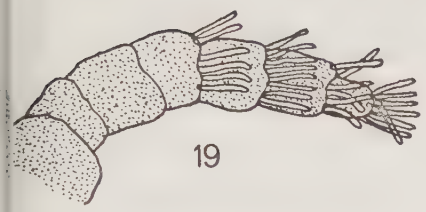
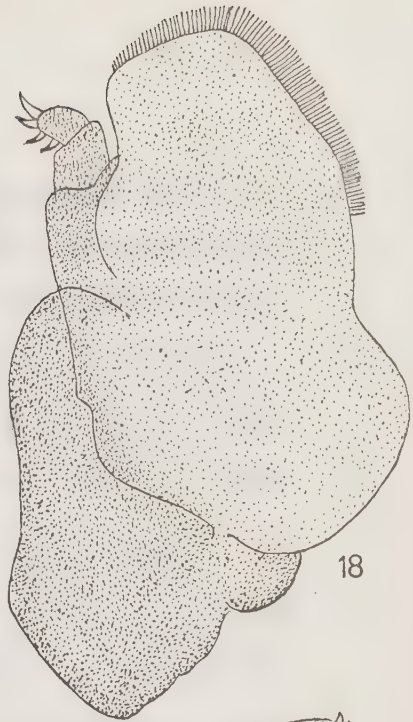
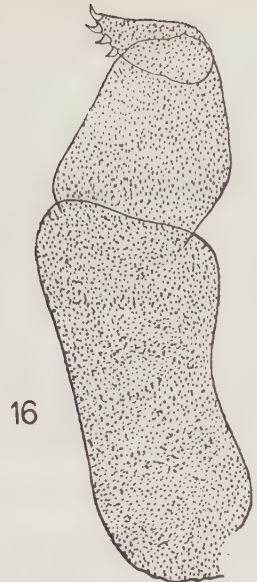
2) - Au sujet de la présence des formes parturielles des maxillipèdes :

L'une des fonctions des maxillipèdes modifiés des femelles ovigères, que l'on peut admettre à l'heure actuelle, étant l'aération

.../...

- FIGURES 15 à 29 -
=====

- Figure 15 : Maxillipèdes d'individus au stade Pullus secundus de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).
- Figure 16 : Maxillipèdes d'individus en phase mâle de l'espèce Meinertia parallela (Otto).
- Figure 17 : Maxillipèdes d'individus en phase femelle non ovigères de l'espèce Meinertia parallela (Otto).
- Figure 18 : Maxillipèdes d'individus en phase femelle ovigères de l'espèce Meinertia oestroides (Risso).
- Figure 19 : Antennules d'individus au stade Pullus secundus de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).
- Figure 20 : Antennules d'individus en phase mâle de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).
- Figure 21 : Antennules d'individus au stade Pullus secundus de Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.
- Figure 22 : Antennules d'individus en phase mâle de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.
- Figure 23 : Antennules d'individus en phase femelle de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.
- Figure 24 : Maxillipèdes d'individus en phase femelle ovigères de l'espèce Mothocya epimerica Costa.
- Figure 25 : Péréiopodes 5 d'individus au stade Pullus secundus de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).
- Figure 26 : Péréiopodes 5 d'individus en phase mâle de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).
- Figure 27 : Péréiopodes 6 d'individus au stade Pullus secundus de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.
- Figure 28 : Péréiopodes 6 d'individus en phase mâle de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.
- Figure 29 : Péréiopodes 6 d'individus en phase femelle de l'espèce Anilocra physodes (L.).



des oeufs dans le marsupium par l'établissement d'un courant d'eau, il semblerait raisonnable de s'attendre à rencontrer de telles modifications chez toutes les espèces de Cymothoadiens. Or, il n'en est rien :

- Ainsi, de telles transformations ne se produisent pas dans le cas des individus en phase sexuelle femelle ovigères de l'espèce Mothocya epimerica Costa et Irona nana Schioedte et Meinert.

- Par contre, dans le même groupe, celui des Livonecinae, Idusa Dieuzeidei R. Ph. Dollfus et Livoneca sinuata Koelbel présentent de telles modalités liées à l'incubation.

Une telle différence est à priori difficilement explicable. Chez Mothocya epimerica Costa, nous savons que les oeufs sont petits et leur développement relativement court ; nécessitent-ils alors moins d'oxygénation ? C'est possible, mais on peut rendre difficilement compte, dans ces conditions, de la différence existant par exemple entre Mothocya epimerica Costa et Idusa Dieuzeidei Dollfus !

IV) - DIMORPHISME SEXUEL DES AUTRES APPENDICES :

Chez les Isopodes, d'autres caractères, que ceux que nous venons de préciser chez les Cymothoidae, peuvent présenter un dimorphisme sexuel plus ou moins net. Nous pourrions étendre les exemples à loisir. Nous signalerons simplement le dimorphisme fréquent des antennules (CLAUS, 1887 - CARL, 1908 - TSCHETWERIKOFF, 1911 - VANDEL, 1943) ; dans ce cas précis, le dimorphisme porte, en particulier, sur la longueur des articles et le nombre des aesthetascs, supérieur en général chez les mâles.

Chez les Cymothoidae, on peut observer de semblables dimorphismes entre les individus en phase mâle et en phase femelle : pour la plupart déjà implicitement indiqués dans la partie systématique de ce travail, nous ne ferons qu'en relever quelques exemples :

- Ainsi, dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards),

.../...

rappelons que les individus en phase mâle présentent des antennules à 7 articles généralement, dont le septième présente un ensemble de soies courtes à son extrémité distale. Chez la même espèce, les antennes postérieures possèdent neuf articles, quelquefois dix, l'article distal présentant également, dans ce cas, un ensemble de soies courtes sur son bord distal, ainsi d'ailleurs que les trois articles qui le précèdent (une à deux soies épines courtes sur leur bord distal). Chez les individus en phase femelle au contraire, s'il existe toujours un ensemble de soies courtes à l'extrémité distale des antennules, les antennes (qui comprennent dans ce cas également de neuf à dix articles) ne présentent aucune ornementation. Chez cette espèce, on retrouve un dimorphisme sensiblement analogue en ce qui concerne les mandibules et plus particulièrement le palpe mandibulaire. Chez les individus en phase mâle, l'article distal du palpe présente cinq soies et l'avant dernier deux. Cette ornementation n'existe plus chez les individus en phase femelle et le palpe mandibulaire est absolument glabre.

- Ce sont des caractéristiques sensiblement identiques que l'on peut relever dans le cas de l'espèce Meinertia parallela (Otto) et dans le cas de l'espèce Meinertia oestroides (Risso).

. Chez la première espèce par exemple, les individus en phase mâle possèdent, sur l'extrémité de l'article distal des antennules, un groupe de soies, et sur l'extrémité de l'article distal de l'antenne également. Cette ornementation n'existe pas chez les individus en phase femelle, chez lesquels elle a disparu. Chez ce parasite, il y a de la même façon, réduction de l'ornementation du palpe mandibulaire. Lors du changement de phase sexuelle il y a disparition, en particulier, des deux soies présentes sur l'avant dernier article dans le cas des individus en phase mâle.

. Chez Meinertia oestroides (Risso), on peut mettre en évidence un dimorphisme sexuel homologue, portant en particulier sur l'ornementation des antennes et des antennules. Ainsi chez les individus en phase femelle, il y a regression des soies des antennes et réduction de l'ornementation des deux articles distaux du palpe de la mandibule, lors de l'inversion sexuelle.

- Chez Mothocya epimerica Costa, le dimorphisme est encore plus accentué. En effet, si on remarque encore, comme dans les cas précédents, l'existence d'une différence dans l'importance de l'ornementation des antennes, des antennes et de certaines pièces buccales, un dimorphisme se manifeste également en ce qui concerne les péréiopodes. Si ces derniers présentent en effet, chez les individus en phase mâle et sur certains de leurs articles, des rangées d'épines rappelant celles que l'on rencontre chez les animaux au stade pullus secundus, les péréiopodes des parasites en phase femelle en sont totalement dépourvus. Considérons, par exemple, les péréiopodes de la septième paire chez les individus en phase mâle; ils présentent deux crochets épines sur le carpopodite et quatre sur le propodite. Cette ornementation a disparu chez les individus en phase femelle.

Il semble que ces différences représentent également des caractéristiques éthologiques : Ainsi, il est bien évident que chez les individus en phase mâle, qui pour certains du moins peuvent effectuer des migrations, les épines des péréiopodes représentent un complément au dispositif d'accrochage sur les hôtes, concourant ainsi à faciliter la fixation de ces animaux ; Il n'en est plus de même, nous l'avons vu, dans le cas des individus en phase femelle ; D'ailleurs, l'existence d'épines, souvent nombreuses, sur les péréiopodes des individus au stade Pullus secundus de toutes les espèces que nous avons examinées, vient renforcer cette théorie. Ce cas est à rapprocher de celui concernant les rétinacles des pléopodes.

- Chez Anilocra physodes (L.), c'est un dimorphisme analogue que l'on retrouve, résultant d'une réduction de l'ornementation de certains appendices chez les animaux en phase femelle; et il en est de même dans le cas de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

- Avant de terminer, il convient de préciser certaines caractéristiques auxquelles des recherches ultérieures confèrent peut-être une grande importance.

Ainsi, chez les trois espèces, Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.)

et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, on remarque que les individus en phase mâle (comme d'ailleurs les Pulli II de toutes les espèces examinées) portent sur leurs antennules, en plus ou moins grand nombre, des aesthetascs bien développés. Chez les trois espèces, Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia oestroides (Risso) et Meinertia parallela (Otto), ces formations ne persistent pas chez les mâles bien qu'elles existent, comme nous venons de l'indiquer, chez les animaux au stade Pullus secundus. Chez les trois premiers parasites ("branchiaux" et "de surface") au contraire, ces formations, bien développées chez les individus en phase mâle, ne disparaîtront que lors de l'inversion sexuelle et n'existent pas chez les individus en phase femelle. Or VANDEL (1943) indique : "Chez beaucoup d'Iso-podes aquatiques, on observe un dimorphisme sexuel très net des antennules (en particulier et surtout, en général, nombre d'aesthetascs plus faible chez les femelles)... Il est lié à la recherche de la femelle...". En fonction des résultats obtenus lors de l'étude des possibilités de migrations chez les Cymothoidae, il n'est pas semble-t-il déraisonnable de penser que ces formations jouent peut-être le même rôle chez les individus en phase mâle des Cymothoadiens "branchiaux" ou "de surface". La recherche des animaux en phase femelle chez les espèces "buccales", qui perdent d'ailleurs dès le début de la phase mâle leurs possibilités de nage, serait plus précoce, la présence d'aesthetascs caractérisant seulement les antennules des Pulli II.

On peut donc penser, à priori, que les diverses sortes de dimorphismes sexuels que l'on rencontre chez les Cymothoadiens (et en dehors des caractères sexuels externes proprement dits), représentent souvent, non pas seulement de simples modifications ornementales, mais des modifications éthologiques ou physiologiques plus intimes. Ceci est particulièrement net dans le cas des épines des péréiopodes d'une part, des aesthetascs des antennules d'autre part. Un cas analogue est représenté par l'évolution, en fonction du cycle sexuel, des retinacles d'accrochage des pléopodes symétriques. Les exemples précisés dans le cas des appendices pourraient d'ailleurs être remplacés par d'autres caractéristiques

que nous allons examiner succinctement à présent.

V) - DIMORPHISME SEXUEL DE FORME, DE PIGMENTATION, D'ORNEMENTATION DU
CORPS, etc... :

Chez les Cymothoadiens, il n'existe pas seulement des dimorphismes sexuels au niveau des appendices ; En effet, d'autres caractères peuvent être relevés en ce qui concerne la forme, la pigmentation, l'ornementation du corps etc.... Un premier exemple nous a été fourni par l'étude de l'accroissement en largeur lors du changement de sexe. D'autres peuvent être relevés :

- Ainsi, en ce qui concerne la forme générale du corps, l'exemple le plus caractéristique est celui qui correspond à l'espèce Mothocya epimerica Costa, dont on retrouve les caractéristiques, d'une manière plus ou moins nette, chez tous les Cymothoadiens de la catégorie des parasites "branchiaux". Rappelons que dans ce cas le mâle est normal et symétrique, tandis que les individus en phase femelle présentent une assymétrie très nette du corps, dextre ou senestre.

- C'est à la même espèce que nous pouvons emprunter un exemple de dimorphisme sexuel de pigmentation. En effet chez Mothocya epimerica Costa, les individus en phase mâle sont très pigmentés, noirâtres ou marrons, alors que les individus en phase femelle sont blanchâtres et très clairs.

- Deux exemples peuvent être retenus en ce qui concerne le dimorphisme dans l'ornementation du corps proprement dit. En effet, chez les deux espèces Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, on remarque, chez les individus en phase femelle, un développement très net de certains prolongements en palette ou en pointe des bords postéro-latéraux des péréionites, et qui n'existent pas ou sont bien moins développés chez les individus en phase mâle.

Rappelons que ces différences sont, pour la plupart, en rapport avec

.../...

tes caractéristiques écologiques distinctes. D'autres exemples de dimorphisme sexuel pourraient encore être relevés chez les Cymothoidae (Distinction dans la forme du céphalon, des uropodes, etc...). Toutes ces particularités ont été en général déjà précisées dans les chapitres précédents. Nous n'y reviendrons pas. L'essentiel est de remarquer que chez ces parasites, le dimorphisme sexuel peut revêtir des aspects aussi nombreux que variés.

- C H A P I T R E I I I -

=====

- LES ETATS LARVAIRES :

CYCLES DE DEVELOPPEMENT ET EVOLUTION SEXUELLE

I) - DEVELOPPEMENT GENERAL :

Nous avons précisé précédemment les principales modalités, ainsi que l'évolution chronologique, concernant les premiers stades larvaires qui conduisent du stade oeuf au stade Pullus secundus. Les résultats que nous indiquons à présent n'en constituent qu'une partie complémentaire, puisqu'ils ne font que préciser les modalités qui président au développement des larves jusqu'au stade mâle pubère.

Les résultats obtenus l'ont été conjointement par des observations "in natura" et des recherches au laboratoire.

Chez toutes les espèces examinées, nous avons pu reconnaître l'existence des différents stades larvaires tels qu'ils ont été définis par LEGRAND (1952) chez Anilocra frontalis Milne Edwards. Les résultats obtenus par cet auteur, dans le cas du développement larvaire des Anilocres de ROSCOFF, peuvent être étendus aux autres représentants de la famille des Cymothoidae. Précisons d'ailleurs que les observations de LEGRAND sont très voisines de celles effectuées par MONTALENTI (1941) chez Anilocra physodes (L.), mais alors sans le secours de recherches expérimentales.

Ainsi, chez tous les Cymothoidae que nous avons examinés, on peut distinguer successivement :

- Un premier stade larvaire que nous désignons par les termes stade Pullus primus (stade I de LEGRAND) ; il correspond aux animaux qui viennent d'éclore. C'est un stade exclusivement intra-marsupial, suivant immédiatement le développement embryonnaire. Les principales caractéristiques des

animaux à ce stade sont la présence de six paires de péréiopodes associée à l'absence totale d'ornementation sur les appendices ; Les dactylopodites des péréiopodes ne sont pas encore complètement développés, du moins sous leur forme en crochets puissants caractérisant les stades ultérieurs.

- Un deuxième stade larvaire, stade Pullus secundus, qui suit une première mue larvaire intramarsupiale. Les modalités en ont déjà été précisées. C'est à ce moment là, et bien que les péréiopodes de la septième paire ne soient pas encore visibles, qu'apparaît une ornementation très importante sur différents appendices (Antennules et antennes, péréiopodes, pléopodes, uropodes et pléotelson). C'est à ce stade qu'apparaissent, en particulier, les aesthetascs des antennules, chez toutes les espèces examinées. Au début, ces larves sont encore intramarsupiales et incapables de nager, comme il a été précisé expérimentalement ; mais la première mue larvaire fait immédiatement apparaître les formations qui permettront à l'animal de nager et de se fixer ultérieurement sur les poissons hôtes. Ainsi, c'est à ce stade qu'apparaissent les rétinacles d'accrochage des pléopodes symétriques, les franges de soies bordant ces mêmes appendices, les épines des péréiopodes dont les dactylopodites sont par ailleurs bien développés.

Nous avons déjà précisé que ces larves, intramarsupiales et incapables de nager, vont acquérir cette possibilité de 1 à 3 jours après la première mue larvaire, suivant les espèces envisagées. En ce qui concerne l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards, LEGRAND (1952) précise également que le temps nécessaire pour que les individus au stade Pullus secundus puissent nager est de deux jours. Pour l'auteur d'ailleurs, l'acquisition des possibilités natatoires caractérise le stade II'. En fait, il est bien évident que cette phase ne correspond qu'à une prolongation de la précédente, l'ensemble caractérisant un véritable stade, le stade Pullus secundus. L'acquisition des attributs de nage est déjà réalisée à la première mue larvaire alors que les larves sont encore incapables de nager et l'acquisition de cette faculté n'est pas consécutive à une mue, comme LEGRAND l'a observé chez Anilocra frontalis Milne Edwards et nous même

chez toutes les espèces que nous avons examinées. A la suite des résultats de LEGRAND chez les Anilocres et des nôtres chez divers Cymothoidae, il ressort que l'on ne peut pas considérer, comme l'avait fait MONTALENTI (1948), deux stades successifs suivant la première mue larvaire : stade II pour les larves ayant subi la première mue larvaire mais incapables de nager, stade III (de MONTALENTI) une fois l'acquisition des facultés de nage réalisée. Il convient d'admettre plutôt, suivant la première mue larvaire, l'existence d'un stade Pullus secundus, au cours duquel deux phases peuvent être distinguées, suivant que les animaux sont ou non capables de nager.

- Un stade III (tel que l'a défini LEGRAND chez Anilocra frontalis Milne Edwards, et qui ne correspond absolument pas au stade III de MONTALENTI) qui suit une deuxième mue larvaire. On ne remarque, chez toutes les espèces examinées, aucune modification dans la morphologie des larves lors du passage du stade Pullus secundus au stade III. En ce qui concerne les observations relatives aux animaux à ce stade (que nous n'avons pu réaliser qu' "in natura" pour certaines espèces (espèces buccales en particulier)), notons que la distinction, à priori difficile, entre les larves nageantes du stade Pullus secundus et du stade III est cependant facilitée par l'observation des processus de nutrition ; En effet, les larves au stade Pullus secundus ne se nourrissent pas, un début d'alimentation n'intervenant qu'après la deuxième mue larvaire soit au stade III.

- Un stade IV qui procède d'une troisième mue larvaire, à la suite de laquelle les animaux vont acquérir les péréiopodes de la septième paire mais non pas le septième péréionite qui, comme nous l'avons vu, existe déjà à l'éclosion soit chez les animaux au stade Pullus primus. A ce stade et chez toutes les espèces, les péréiopodes de la septième paire sont cependant rudimentaires et repliés en "bras croisés", sous la face sternale des animaux. Il apparaît parfois également un premier rudiment d'appendix masculina.

A la suite du stade IV, une mue va se dérouler, la quatrième, qui marque le passage au stade post-larvaire.

II) - CHRONOLOGIE DU DEVELOPPEMENT LARVAIRE :

Nous avons déjà indiqué les résultats obtenus à la suite d'une étude chronologique du développement embryonnaire et des deux premiers stades larvaires, Pullus primus et Pullus secundus. Ces résultats ont été obtenus par des recherches expérimentales in vitro. Pour compléter ces données (et bien que cela ce soit avéré inaccessible à l'expérimentation, jusqu'à ce jour, pour les espèces "buccales" et "branchiales"), l'étude du développement en fonction du temps de ces animaux, depuis le stade oeuf jusqu'à la phase mâle, a été envisagée in situ sur les poissons hôtes, chez les espèces de surface et en particulier Anilocra physodes (L.). Les poissons mis en expérience appartenaient aux deux espèces Box boops L. et Spicara moena C et V. Ils provenaient de la plage de SETL. Des petites DAURADES (Chrysophrys aurata C.) ont été également utilisées, ainsi que des Labridae. Les élevages ont été conduits durant l'été.

Nous avons d'abord élevé, in situ sur les poissons, des Anilocres en phase femelle gravides jusqu'à l'apparition de nombreux individus au stade larvaire Pullus secundus nageants. Les résultats ont été sensiblement conformes à ceux que nous avons obtenus "in vitro". Ainsi par exemple, partant d'Anilocres en phase femelle gestantes avec des embryons bien développés dans leur marsupium, le 12 Juin, nous avons observé l'apparition d'individus au stade Pullus primus, avec quelques variantes individuelles, dès le 19 Juin soit 7 jours après. Les individus intramarsupiaux au stade Pullus secundus firent leur apparition à partir du 27 Juin soit 8 jours après, et les premières larves nageantes furent émises le 28 du même mois. Elles mesuraient alors en moyenne 4 millimètres.

Ces larves, séparées des poissons portant les femelles, furent placées le même jour dans des aquariums de contenance 80 litres contenant des Spicara moena C et V. et des Box boops L. D'autres séries expérimentales

.../...

furent réalisées à partir de DAURADES. Dans les deux cas les résultats furent sensiblement homologues.

- Les fixations furent nombreuses, immédiatement, sur les nageoires en particulier des VERNIERES et des BOGUES ; la prise s'effectue généralement quand le poisson bogue (Cf. également des séries expérimentales en cristallisoirs). Les larves attrapent les Poissons à la nage, mais nous n'avons pas constaté, dans ce cas, d'essai de prise des parasites par les poissons (Alimentation). D'autre part, les poissons viennent fréquemment frotter leurs flancs sur le fond de l'aquarium pour essayer probablement de se débarrasser des Cymothoidae. Ceci se rapproche des constatations de BOVET (1967) relatives à l'influence des "coughing movements" sur l'infestation par Diplozoon paradoxum V. Nordmann.

Par la suite, de nombreux individus se détachent et en général, seuls persistent certains parmi ceux qui arrivent à se déplacer sur les flancs des hôtes.

- Dans ces conditions, les mues de deuxième ordre, marquant l'apparition du stade larvaire III, ont débuté dès le 29 Juin. Par la suite, l'évolution se ralentit nettement.

Ainsi les animaux au stade IV, c'est à dire ayant accompli la troisième mue larvaire, n'apparurent qu'à partir du 10 Juillet ; Ils présentaient des péréiopodes de la septième paire caractéristiques du stade, c'est à dire rudimentaires et repliés ventralement. C'est à partir du 28 Juillet que nous avons pu constater les premières exuviations postérieures de la mue de quatrième ordre conduisant au stade V postlarvaire. A ce moment là, les péréiopodes de la septième paire sont normaux, bien développés. Les appendix masculina sont bien visibles, les animaux se nourrissent abondamment. Les exuviations antérieures correspondantes se situèrent entre le premier et le trois Août.

III) - ETAT PHYSIOLOGIQUE ET EVOLUTION SEXUELLE DES STADES LARVAIRES :

A propos de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards,

JUCHAULT (1966) précise que "bien avant la naissance, l'existence d'une gonade différenciée s'oppose nettement à ce qui a été observé chez les Isopodes gonochoriques, puisque chez ces derniers les gonades mâles et femelles ne commencent à s'individualiser qu'après la deuxième ou la troisième mue". Les résultats de JUCHAULT chez cette espèce confirment ceux obtenus par LEGRAND chez le même parasite : "il est à noter que les gonades sont déjà avant la naissance, hautement différenciées dans le sens testiculaire, avec cependant une ébauche ovarienne latérale et les conduits évacuateurs des deux sexes". En outre, notons que des résultats sensiblement analogues avaient été obtenus par MONTALENTI (1941), chez les deux espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Anilocra physodes (L).

BONNENFANT (1961) toutefois, en ce qui concerne l'espèce "Meinertia oestroides", indique que les animaux au stade Pullus, à leur sortie du marsupium, "possèdent une gonade tubulaire, dont l'activité tend vers une ovogenèse....." et en particulier, l'auteur indique qu'il n'y a pas encore d'ébauche d'utricules testiculaires.

- Une étude histologique et par dissections des individus au stade Pullus primus et secundus, chez les espèces retenues, nous a permis de constater (ce qui confirme les observations de MONTALENTI, LEGRAND et JUCHAULT, respectivement chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) et les Anilocres) que chez ces parasites, les individus au stade Pullus secundus, à leur sortie du marsupium maternel, possèdent déjà des gonades différenciées ; Chacunes d'elles montrent les ébauches bien visibles des trois utricules testiculaires et une formation correspondant à la première ébauche ovarienne réduite. En coupes histologiques transversales, ces glandes génitales se présentent sous forme de massifs plus ou moins arrondis de quelques cellules seulement (cas des utricules testiculaires principalement) soit sous forme de cellules alignées transversalement, en petit nombre également et à noyaux ovalaires (cas de l'ébauche ovarienne en particulier). Notons enfin que les conduits génitaux ne sont pas achevés, mais on peut déjà cependant remarquer une ébauche d'oviducte et une ébauche de canal défèrent.

L'examen d'individus moins évolués (au stade Pullus primus intra-marsupial en particulier) nous a permis de remarquer qu'il existe par ailleurs, chez ces parasites, les mêmes tractus initiaux de la gonade, présents en particulier chez les Oniscoides et décrits par LEGRAND et VANDEL (1948). Rappelons que les tractus des segments thoraciques II, III et IV correspondent aux utricules testiculaires ; le tractus correspondant au cinquième péréionite évolue en oviducte et celui du septième en canal déférent ; Il existe en outre, dans la gonade indifférenciée des Cymothoidae, un tractus correspondant au péréionite VI, mais qui disparaîtra plus ou moins rapidement suivant les espèces ; il est encore visible cependant, dans la plupart des cas, chez les animaux au stade Pullus secundus.

Par la suite, le développement des deux parties de la gonade, mâle et femelle, est synchrone jusqu'au début de la phase mâle. C'est à partir de cette phase sexuelle que la spermatogénèse active s'installe dans la partie testiculaire de la gonade, alors que le développement ovarien, comme nous le verrons, présente des modalités variables suivant les espèces.

L'évolution gonadique larvaire des Cymothoidae n'est cependant pas particulière à ces seuls Isopodes. JOHNSON (1961), en particulier, a déjà observé une évolution sensiblement homologue chez l'Oniscorde hermaphrodite Rhyscotoides legrandi ; chez cette espèce, l'auteur a remarqué qu'à la naissance, soit pour des tailles de 1,3 à 1,5 millimètres, les gonades sont déjà hermaphrodites ; les tractus T1, T2 et T3 sont visibles sous forme de cordons cellulaires pleins ; l'ébauche ovarienne apparaît comme une hernie latérale ; En outre, chez les animaux de deux millimètres de longueur totale, JOHNSON décrit un tractus médian de la gonade, qui disparaît à la taille de 2,2 millimètres ; ce tractus paraît correspondre à celui que nous avons observé chez les Cymothoidae (tractus du péréionite six).

- C H A P I T R E I V -
=====

- LES ETATS POST-LARVAIRES : L'HERMAPHRODITISME PROTERANDRIQUE.

CYCLES DE DEVELOPPEMENT ET EVOLUTION SEXUELLE -

I) - GENERALITES :

En 1952, LEGRAND, conjointement à des observations "in natura" et au laboratoire, effectue une étude statistique de la croissance relative des Anilocres de ROSCOFF, ce qui permet à l'auteur de distinguer chez ces animaux l'existence de plusieurs stades successifs dans l'évolution sexuelle des parasites adultes.

- un stade de puberté mâle qui s'accompagne d'une différenciation complète des appendix masculina et des apophyses génitales.

- un stade de "transition", marqué en particulier par un brusque accroissement en largeur du thorax, et qui aurait la valeur d'une étape de pré-puberté femelle.

- un stade femelle adulte qui correspond à une largeur thoracique maximale et qui est caractérisé, en particulier, par la disparition des apophyses génitales mâles et celle progressive des appendix masculina.

- un dernier stade, prolongation du stade femelle adulte, qui, d'après LEGRAND, doit être considéré comme une étape de postpuberté femelle.

En outre, LEGRAND signale une autre étape concernant les individus au stade mâle appariés : la croissance, chez Anilocra frontalis Milne Edwards, des jeunes mâles appariés est semblable à celle des individus isolés. Au dessus d'une taille correspondant à 13,5 millimètres pour la longueur totale, soit la taille à laquelle débute normalement l'étape de transition, les mâles appariés présentent une persistance des caractères mâles. L'étude biométrique de leur croissance révèle un taux de croissance plus élevé durant cette phase que durant l'étape de puberté. D'après LEGRAND, cette particularité témoigne d'une tendance à une évolution dans le sens femelle dès la taille de 13,5 millimètres et qui, chez

les individus au stade mâle appariés, est partiellement inhibée. Cette étape, caractérisant les grands mâles appariés, est désignée par l'auteur sous les termes "d'étape de postpuberté mâle" ou de "prolongation de l'état mâle".

A la suite de LEGRAND, c'est une méthode sensiblement identique que nous avons retenue pour l'étude des six espèces étudiées : Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto), Meinertia oestroides (Risso), Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.) et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.

Les observations au laboratoire et "in natura" nous avaient fait pressentir l'existence de différences en ce qui concerne l'évolution des différentes espèces. C'est dans le but de préciser biométriquement les divers phénomènes accompagnant cette évolution, et le changement de sexe, que des études statistiques ont en particulier été entreprises.

II) - OBSERVATIONS PRELIMINAIRES :

A) - Choix des variables :

A la suite de LEGRAND, nous avons utilisé comme longueur de référence la longueur totale du corps, et nous avons étudié en particulier trois variables : la largeur maximale du corps (le rapport largeur x 100 caractérisant comme nous l'avons vu ce que l'on désigne Longueur

sous les termes "indice de féminité"), la longueur de l'appendix masculina et la longueur de la partie foliacée de l'endopodite des pléopodes 2.

- La longueur totale du corps a été évaluée de l'extrémité antérieure du céphalon à l'extrémité distale du pléotelson.

- La largeur maximale du corps a été seule envisagée et mesurée, dans la majorité des cas, au niveau du péréionite cinq.

- Les appendix masculina ont été mesurés depuis leur articulation avec la partie foliacée de l'endopodite des pléopodes de la deuxième paire jusqu'à leur extrémité distale.

- Les endopodites des pléopodes deux ont été mesurés depuis l'articulation basale jusqu'à leur extrémité distale.

Les mesures ont été évaluées en millimètres.

B) - Calcul des constantes biométriques :

Les calculs statistiques ont été effectués suivant les méthodes habituelles que nous ne pouvons que rappeler succinctement :

La relation d'allométrie entre deux organes : $Y = bx^\alpha$ peut encore s'écrire : $\text{Log } Y = \text{Log } b + \alpha \text{ Log } x$
ou, $Y = B + \alpha X$.

On sait que α et b sont les constantes caractéristiques de chaque courbe, α mesure la pente de la droite et si $\alpha = 1$, il y a isométrie, $\alpha > 1$, il y a allométrie positive ou majorante, $\alpha < 1$, il y a allométrie négative ou minorante. B , indice à l'origine, représente la valeur de Y pour $x = 0$.

Nous avons déterminé l'équation de la ligne de régression de Y en X par la méthode habituelle des "moindres carrés". En particulier, rappelons que la valeur de la constante d'équilibre est définie par la formule :

$$\alpha = \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \cdot r \text{ ou } \sigma_y \text{ et } \sigma_x \text{ représentent les écarts}$$

quadratiques moyens de Y et X . La valeur de l'indice origine B se déduit de l'équation : $\bar{Y} = \alpha \bar{X} + B$ ($\bar{Y}$ et $\bar{X}$ étant les coordonnées du point moyen par lequel passe la droite).

C) - Courbes et Diagrammes :

Les points représentatifs des couples de mesures ont été d'abord portés sur des diagrammes de dispersion dans un système de coordonnées logarithmiques, la longueur de référence étant, dans tous les cas, la longueur totale.

D'après les données résultant de l'examen des diagrammes de dispersion, les résultats ont été reportés sur des courbes de régression en coordonnées logarithmiques, et suivant la méthode des "Y moyennés", déjà employée en particulier par LEGRAND et JOHNSON, pour des études de ce type.

Nous n'avons pas cru nécessaire de donner les tableaux numériques, dont certains sont très importants. Nous indiquons cependant des tableaux de moyennes, qui ont servi à l'établissement des droites de régression, mais non au calcul des constantes biométriques, celles-ci ayant été calculées à partir des résultats individuels.

Les mesures des individus ont toujours été accompagnées d'observations concernant en particulier leur état physiologique et sexuel, isolé ou apparié sur l'hôte.

D) - Premières constatations :

L'examen des diagrammes de dispersion dressés par LEGRAND (1952), en ce qui concerne l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards de ROSCOFF, permettait à l'auteur de remarquer que :

- jusqu'à la taille de 14 millimètres, les points représentatifs des individus isolés et des mâles appariés sont groupés dans un même nuage de points.
- à partir de la taille de 14 millimètres, les points représentatifs de ces deux catégories d'individus sont nettement distincts : tandis que ceux des grands mâles appariés continuent sensiblement le nuage de points correspondant aux jeunes, les points représentatifs des isolés s'en écartent.
- les points représentatifs des femelles appariés sont intimement mêlés à ceux des individus isolés de taille supérieure à 20 millimètres.

En ce qui concerne les six parasites que nous avons étudiés, si certains se rapprochent, à priori, de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards, d'autres au contraire s'en écartent nettement. De ce point de vue, deux cas peuvent être distingués, correspondant :

- D'une part, aux espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto), Meinertia oestroides (Risso) et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert.
- D'autre part, aux espèces Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.).

Chez les quatre premières espèces, les points représentatifs des individus isolés et des individus appariés sont groupés dans de mêmes nuages successifs, ce qui paraît démontrer que l'état isolé ou apparié sur l'hôte n'influe pas sur la croissance des individus.

Seules les deux espèces Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.) se rapprochent, de ce point de vue, de ce qui a été observé par LEGRAND chez Anilocra frontalis Milne Edwards. En effet, chez ces deux espèces, l'ensemble des points individuels se répartit en deux groupes nettement séparés par une discontinuité : le premier qui, nous le verrons, se subdivise en deux stades successifs, correspond à des animaux en phase sexuelle mâle; le deuxième, auquel correspondent également deux stades sexuels distincts, concerne des animaux en phase femelle. Ces deux cas se rapprochent de ce que l'on observe chez Anilocra frontalis Milne Edwards car, chez ces deux espèces, l'ensemble des points individuels, au delà d'un certain point marquant le début des inversions sexuelles, se sépare en deux groupes distincts séparés par une discontinuité nette. Si certains individus, caractérisés par une persistance plus ou moins nette de l'état mâle, continuent sensiblement le nuage de points correspondant aux individus en phase mâle avant le point caractérisant le début des inversions sexuelles, d'autres s'en écartent nettement et caractérisent les individus qui ont changé de sexe et qui parcourent la phase femelle. Chez ces deux espèces on constate par conséquent, chez certains individus et au delà du point critique d'inversion sexuelle, une prolongation de l'état mâle. Ce point critique peut, d'après les diagrammes de dispersion établis, être fixé pour des tailles avoisinant : 4 à 5 millimètres pour la longueur totale, chez Mothocya epimerica Costa ; 19 à 20 millimètres chez Anilocra physodes (L.).

Remarquons également que :

- Dans le cas de l'espèce Anilocra physodes (L.), au delà du point correspondant à des tailles de 19 à 20 millimètres, 94 % des individus, qui présentent une persistance de l'état sexuel mâle, ont été trouvés appariés sur les poissons hôtes et 6 % seulement étaient isolés.
- Dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa, passée la taille critique de 4 à 5 millimètres, 62,5 % environ des individus présentant une

prolongation de l'état mâle sont des individus trouvés appariés sur les hôtes et 37,5 % seulement furent trouvés isolés.

Il semble donc à priori, que nous nous trouvions, dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa comme dans celui de l'espèce Anilocra physodes (L.), dans des conditions proches de celles observées par LEGRAND en ce qui concerne l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards. Les modalités de changement de sexe sont cependant nettement différentes chez ces trois espèces.

Enfin, il convient de remarquer également que (toujours à la suite des premières observations résultant de l'examen des diagrammes de dispersion) les individus, dans le cas des quatre espèces, Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto), Meinertia oestroides (Risso) et Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, ont été ordonnés ensembles suivant les valeurs croissantes de x (Longueur totale) ; Par contre, chez les deux espèces Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), la dispersion constatée nous autorisait à distinguer :

- d'une part, les individus en phase mâle,
- d'autre part, les individus en phase femelle.

E) - Tableaux numériques :

Les tableaux suivants donnent le résultat des estimations numériques. Les données expérimentales individuelles ont été regroupées par classes, de millimètre en millimètre, en ce qui concerne la longueur totale ; dans chaque classe, la moyenne de chacune des variables a été calculée.

Nous avons également mentionné les valeurs moyennes correspondantes des indices de féminité et pour chaque classe, le nombre d'individus examinés.

- EMETHA AUDOUINII (Milne Edwards).

L (m/m)	l (m/m)	I = 100 l/L	App. Masc. (m/m)	Endopodite (m/m)	N
4	1,25	31,2	0,30	0,41	2
5	1,80	36	0,49	0,50	12
6	2,18	36,3	0,75	0,65	32
7	2,50	35,7	0,86	0,76	45
8	2,90	36,2	1,00	0,83	44
9	3,30	36,6	1,01	0,87	24
10	3,50	35	1,13	1,02	22
11	3,90	35,4	0,99	1,00	25
12	4,50	37,5		1,12	35
13	5,20	40		1,28	51
14	6,01	42,9		1,44	44
15	6,27	41,8		1,53	53
16	6,70	41,8		1,61	54
17	7,10	41,7		1,70	51
18	7,70	42,7		1,78	39
19	8,10	42,6		1,98	15
20	8,25	41,2		1,97	2
					5 50

- L (m/m) = Longueur totale en millimètres.

- l (m/m) = Largeur maximale en millimètres.

- I = 100 l/L = Indice de féminité.

- App. Masc. (m/m) = Longueur de l'appendix masculina en millimètres.

- Endopodite (m/m) = Longueur de l'endopodite (Partie foliacée) des pléopodes de la deuxième paire en millimètres.

- N = Nombre d'individus.

.../...

- MEINERTIA PARALLELA (Otto).

L (m/m)	l (m/m)	I = 100 1/L	App. Masc. (m/m)	Endopodite (m/m)	N
4	1,50	37,5	0,41	0,45	3
5	1,70	34,0	0,53	0,60	2
6	1,97	32,8	0,65	0,75	3
7	2,40	34,2	0,85	0,85	4
8	2,40	30,0	1,01	0,89	7
9	2,68	29,7	1,22	0,98	7
10	2,90	29,0	1,20	1,00	21
11	3,10	28,1	1,34	1,05	30
12	3,40	28,3	1,40	1,10	23
13	3,70	28,4	1,40	1,29	18
14	4,05	28,9		1,48	10
15	4,40	29,3		1,77	9
16	5,00	31,2		1,84	8
17	5,70	33,5		1,98	5
18	5,60	31,1		2,12	12
19	6,00	31,5		2,05	13
20	6,30	31,5		2,25	37
21	6,55	31,1		2,39	46
22	6,90	31,3		2,50	22
23	7,40	32,1		2,70	10
24	7,80	32,5		2,90	8
25	7,30	29,2		3,00	4
26	8,20	31,5		3,38	5
27	8,40	31,1		3,30	6
28	8,60	30,7		3,47	6
29	9,00	31		3,8	1
					320

- MEINERTIA OESTROIDES (Risso).

L (m/m)	l (m/m)	I = 100 l/L	App. Masc. (m/m)	Endopodite (m/m)	N
4	1,65	41,2		0,40	3
5	2,08	41,6		0,58	5
6	2,40	40,0		0,70	3
7	2,63	37,5		0,83	10
8	3,06	38,2		0,96	25
9	3,30	36,6		1,00	22
10	3,70	37,0		1,20	12
11	3,90	35,4		1,25	6
12	4,44	37,0		1,44	10
13	4,65	35,7		1,55	10
14	5,20	37,1		1,62	8
15	5,60	37,3		1,70	10
16	6,10	38,1		1,82	6
17	6,10	35,8		2,00	4
18	6,50	36,1		2,16	7
19	6,70	35,2		2,12	17
20	7,00	35,0		2,30	19
21	7,10	33,8		2,45	23
22	7,60	34,5		2,60	17
23	8,20	35,6		2,74	11
24	8,50	35,4		3,30	4
25	8,20	32,8		3,00	6
26	8,70	33,4		3,30	6
					244

- MOTHOCYA EPIMERICA Costa.

L (m/m)	l (m/m)	I = 100 l/L	App. Masc. (m/m)	Endopodite (m/m)	N
<u>Mâle</u>					
3	1,10	36,6	0,26	0,38	8
4	1,50	37,5	0,47	0,53	18
5	1,80	36,00	0,66	0,68	16
6	1,90	31,6	0,85	0,85	23
7	2,10	30,00	0,94	0,95	26
8	2,48	31,00	1,11	1,18	18
9	2,65	29,4	1,18	1,24	6
<u>Femelle</u>					
4	1,97	49,2	0,45	0,76	4
5	2,30	46,0	0,59	0,83	23
6	2,73	45,5	0,79	0,97	77
7	3,14	44,8	0,76	1,15	68
8	3,77	47,1	0,79	1,32	53
9	4,12	45,7	0,72	1,45	29
10	4,80	4,80		1,59	3
11	5,00	45,4		1,74	3
					115
					+
					260
					375

- ANILOCRA PHYSODES (L.).

	L (m/m)	l (m/m)	I = 100 1/L	App. Masc. (m/m)	Endopodite (m/m)	N
Mâle						
10	3,05	30,5	1,10	1,55	2	
11	3,30	30,0	1,25	1,60	3	
12	3,40	28,3	1,25	1,80	4	
13	3,70	28,4	1,40	1,90	4	
14	3,80	27,1	1,50	2,00	5	
15	3,90	26,0	1,73	2,16	4	
16	4,30	26,8	1,73	2,20	3	
17	4,30	25,2	1,77	2,20	3	
18	4,60	25,5	1,98	2,30	3	
19	4,60	24,2	2,40	2,50	6	
20	5,40	27,0	2,57	2,70	9	
21	5,50	26,1	2,40	2,80	12	
22	5,90	26,8	2,80	3,00	10	
23	6,00	26,0	2,64	3,10	7	
24	6,10	25,4	2,75	3,28	8	
25	6,40	25,6	2,77	3,22	5	
26	6,60	25,3	3,00	3,75	5	
27	7,20	26,6	3,00	3,70	5	
28	7,50	26,7	3,30	3,75	2	
29	7,50	25,8	3,36	3,83	4	
30	7,70	25,6	3,45	4,37	3	
31	8,20	26,4	3,80	4,40	5	
32	8,50	26,5	3,50	4,50	2	
					114	

- ANILOCRA PHYSODES (L.).

(suite)

L (m/m)	l (m/m)	I = 100 1/L	App. Masc. (m/m)	Endopodite: (m/m)	N
Femelle					
20	7,00	35,0	1,50	3,17	5
21	7,20	34,2	1,50	3,10	8
22	7,60	34,5	1,58	3,50	6
23	8,00	34,7	1,43	3,85	8
24	9,30	38,7	1,70	3,85	3
25	9,60	38,4	1,58	4,22	11
26	10,50	40,3	2,00		2
27	11,00	40,7	1,40	5,00	8
28	11,40	40,7	1,66	4,60	19
29	11,70	40,3	1,70	4,90	19
30	12,00	40,0	1,78	5,00	28
31	12,30	39,6	1,86	5,00	20
32	12,50	39,0	1,90	5,40	31
33	13,10	39,6	2,60	5,90	26
34	13,90	40,8	2,50	5,90	35
35	13,90	39,7	2,10	5,90	33
36	14,60	40,5	2,00	6,80	19
37	15,10	40,8	2,30	6,70	29
38	15,20	40,0	2,90	6,60	18
39	16,00	41,0	2,50	7,10	25
40	15,50	38,7	3,00	7,10	13
41	16,60	40,4	2,70	7,10	11
42	17,80	42,3	1,90	7,70	8
43	18,30	42,5	1,80	8,40	6
44	17,80	40,4	2,30	8,30	6
45	19,20	42,6		9,40	4
46	17,60	38,2	2,30	8,90	3
47	20,00	42,5	2,40	9,50	2
48	20,00	41,6	3,50	8,90	3
49	22,00	44,8		9,10	1
					410

.../...

NEROCILA ORBIGNYI Schioedte et Meinert.

: L (m/m) :	1 (m/m) :	I = 100 1/L :	App.Masc. (m/m) :	Endopodite (m/m) :	N :
: 7 :	1,80 :	25,7 :	1,10 :	1,10 :	2 :
: 8 :	2,00 :	25,0 :	1,15 :	1,16 :	2 :
: 9 :	2,20 :	24,4 :	1,11 :	1,20 :	4 :
: 10 :	2,50 :	25,0 :	1,22 :	1,22 :	4 :
: 11 :	3,00 :	27,2 :	1,55 :	1,50 :	7 :
: 12 :	3,50 :	29,1 :	1,58 :	1,50 :	13 :
: 13 :	3,70 :	28,4 :	1,70 :	1,50 :	12 :
: 14 :	4,40 :	31,4 :	1,80 :	1,90 :	12 :
: 15 :	4,90 :	32,6 :	1,90 :	2,05 :	22 :
: 16 :	5,80 :	36,2 :	2,04 :	2,40 :	27 :
: 17 :	6,30 :	37,0 :	2,10 :	2,66 :	39 :
: 18 :	6,70 :	37,2 :	2,20 :	2,20 :	52 :
: 19 :	7,30 :	38,4 :	2,31 :	3,19 :	53 :
: 20 :	7,50 :	37,5 :	2,34 :	3,34 :	21 :
: 21 :	8,50 :	40,4 :	2,46 :	3,49 :	23 :
: 22 :	9,10 :	41,3 :	2,55 :	3,92 :	14 :
: 23 :	9,60 :	41,7 :	2,59 :	4,30 :	5 :
: 24 :	10,80 :	45,0 :	2,60 :	4,60 :	6 :
: 25 :	11,20 :	44,8 :	2,40 :	4,55 :	4 :
: 26 :	11,20 :	43,0 :	2,40 :	5,01 :	3 :
: 27 :	12,00 :	44,4 :	2,20 :	5,50 :	2 :
: 28 :	13,00 :	46,4 :	2,90 :	5,50 :	2 :
: 29 :	13,30 :	45,8 :	2,90 :	5,60 :	4 :
: 30 :	13,80 :	46,0 :	2,80 :	5,70 :	3 :
: :	:	:	:	:	:
: :	:	:	:	:	336 :
: :	:	:	:	:	:

III) - Cycles de développement postlarvaire et évolution sexuelle :

Nous avons étudié le cycle de développement postlarvaire et l'évolution sexuelle chez les six espèces de Cymothoidae retenues soit successivement :

- Emetha Audouinii (Milne Edwards)
- Meinertia parallela (Otto)
- Meinertia oestroides (Risso)
- Mothocya epimerica Costa
- Anilocra physodes (L.)
- Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert

Conjointement à des recherches "in natura" et au laboratoire, nous avons également, comme nous l'avons déjà précisé, et en particulier à la suite des recherches de LEGRAND (1952) chez Anilocra frontalis Milne Edwards, envisagé une étude statistique de la croissance de ces parasites. L'évolution de la largeur maximale du corps, ainsi que la croissance en longueur de la partie foliacée de l'endopodite des pléopodes de la deuxième paire, a été retenue ; Nous nous sommes également attaché à une étude comparative de l'évolution d'un caractère sexuel secondaire très important, l'appendix masculina ; L'évolution des appareils génitaux, en rapport avec l'inversion du sexe, a également été envisagée.

I) - Parasites "Buccaux" :

a) EMETHA Audouinii (Milne Edwards).

α) - Croissance en largeur :

L'observation, dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), de l'évolution postlarvaire des animaux permet empiriquement de se rendre compte de l'existence de variations nettes de la croissance relative en largeur au cours de l'évolution sexuelle. Chez les animaux en phase mâle de cette espèce, la forme est assez globuleuse au début du développement ; elle s'affine par la suite nettement. La croissance en largeur va reprendre par rapport à la longueur totale des animaux, dès le

début de la phase femelle, ce qui confère à ces animaux une forme très caractéristique. L'élargissement maximum du thorax correspond alors au cinquième péréionite ; La forme du corps est alors particulièrement massive, surtout dans le cas des individus en phase femelle gravides. Outre ces deux types d'animaux, en phase mâle d'une part, en phase femelle d'autre part, on distingue des individus qui à priori ne peuvent être classés ni dans l'un ni dans l'autre de ces deux types. En effet, ils diffèrent en particulier des animaux en phase mâle typiques par un net allongement du corps et plus particulièrement au niveau des segments thoraciques 2,3,4 et 5 ; Leur forme encore élancée rappelle toutefois celle des animaux en phase mâle ; ils diffèrent également des parasites en phase femelle car ils ne montrent pas encore un élargissement très caractéristique du péréion, en particulier au niveau du cinquième segment thoracique ; mais on commence déjà à entrevoir une tendance évolutive vers la phase sexuelle femelle dans un début d'accumulation de tissu adipeux au niveau de la face sternale du corps.

L'examen du diagramme de dispersion correspondant à la croissance en largeur chez cette espèce permet de remarquer l'existence d'une croissance relativement régulière, sans gros écarts, mais se déroulant par stades successifs. Remarquons également qu'il n'y a aucune distinction possible entre les animaux isolés et appariés sur l'hôte, au point de vue de la croissance ; les points représentatifs, sur un graphique différentiel, s'intriquent dans un nuage d'ensemble.

La courbe de regression correspondante rend compte avec précision de l'évolution morphologique au cours de l'inversion sexuelle, tout au moins en ce qui concerne la largeur maximale du corps, c'est à dire en fait l'aspect général. Il y a concordance parfaite entre les résultats de l'observation directe et ceux résultant d'une étude biométrique.

Cinq lois successives de croissance, correspondant à des stades distincts au cours de l'évolution sexuelle des animaux, sont ainsi mises en évidence et il leur correspond cinq droites distinctes,

.../...

reliées entre elles par quatre points anguleux :

- Chez les animaux dont la longueur totale est comprise entre 4 et 6 millimètres, la croissance en largeur se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,384$, d'indice à l'origine $B = -0,728$, et d'équation $Y = 1,384 X - 0,728$. Ceci met en évidence l'existence d'une croissance allométrique nettement majorante. Cet élargissement sensible du péréion affecte la forme générale des parasites, alors assez globuleuse, la largeur maximale du péréion ayant une croissance supérieure à celle de la longueur totale. Ces animaux présentent une morphologie typique de la phase sexuelle mâle.

- La croissance en largeur se ralentit nettement chez les animaux dont les tailles sont supérieures à 6 millimètres et s'échelonnent entre 6 et 8 millimètres. La croissance relative en largeur se traduit alors par un segment de droite de pente $\alpha = 0,990$, d'indice à l'origine $B = -0,434$, et d'équation $Y = 0,990 X - 0,434$; Ceci, mettant en évidence l'existence d'une croissance allométrique légèrement minorante, tend à démontrer qu'à partir de tailles avoisinant 6 millimètres pour la longueur totale, la croissance en largeur des animaux se ralentit nettement, par rapport aux parasites du stade précédent. La largeur ayant alors une croissance légèrement inférieure à la longueur, ces animaux présentent encore une morphologie typique de la phase sexuelle mâle, mais leur forme est un peu plus élancée que dans le cas des animaux précédents.

Contrairement à ce que LEGRAND a observé dans le cas de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards, on remarque par conséquent, chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) (comme chez la plupart des autres Crustacés, gonochoriques, qu'ils soient de sexe mâle ou de sexe femelle), et sur la fin de l'évolution sexuelle des animaux en phase mâle, un abaissement du taux de croissance, assurément consécutif au vieillissement au sein de la phase sexuelle considérée.

- Le ralentissement de la croissance en largeur, déjà manifeste chez

les animaux précédents, s'accroît chez les parasites correspondant à la droite III d'allométrie. A partir de valeurs avoisinant 8 millimètres pour la longueur totale, certains individus peuvent encore présenter, et jusqu'à des tailles de 10 millimètres environ, une morphologie encore très typique de la phase mâle ; toutefois, la grande majorité des animaux dont la longueur totale oscille entre 8 et 11 millimètres voient leur morphologie générale évoluer nettement. Conjointement à un début d'accumulation de tissu adipeux face ventrale, qui permet déjà d'entrevoir une évolution vers la phase sexuelle femelle, on observe chez ces parasites un allongement du corps, en particulier au niveau des péréionites II à V. De ce fait ces animaux possèdent une forme encore élancée et c'est ce que démontre en particulier l'existence d'une croissance allométrique minorante caractérisant leur croissance relative en largeur. En coordonnées logarithmiques, elle se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 0,897$, d'indice à l'origine $B = -0,345$ et d'équation $Y = 0,897 X - 0,345$. Notons également que chez ces Cymothoadiens on observe, de la même façon, une légère évolution dans le sens femelle de la forme et de la disposition très caractéristique du céphalon, des antennules et des antennes, ainsi que de l'aspect caractéristique de la séparation péréion/pléon. Rappelons toutefois que ces animaux ne témoignent pas encore d'une nette assymétrie dans la croissance en largeur du péréionite V, par rapport aux autres segments thoraciques, assymétrie très caractéristique chez les parasites en phase sexuelle femelle.

Par conséquent, en ce qui concerne l'aspect général, ces animaux présentent à la fois certains caractères qui représentent déjà une évolution dans le sens femelle alors que d'autres, tels que l'accentuation de l'allure élancée du corps, ne paraissent représenter qu'une continuation plus ou moins nette de l'évolution mâle. Comme nous le verrons par la suite, ce fait sera encore corroboré par l'observation d'autres critères relatifs, par exemple, aux appareils génitaux et aux caractères sexuels externes ; Il nous permettra de préciser que nous sommes bien en présence d'un stade particulier, s'échelonnant sur deux intermues, et représentant en fait un stade de passage de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle. Cette étape correspond, dans le cas des Anilocres de ROSCOFF

étudiées par LEGRAND (1952), aux individus dont les tailles sont comprises entre 13,5 et 20 millimètres.

- La loi de croissance suivante correspond aux animaux dont les longueurs totales sont comprises entre 11 et 14 millimètres. Ceux-ci possèdent alors la morphologie typique de la phase sexuelle femelle, caractérisée, en particulier, par une largeur relative importante du corps des individus. C'est ce dont rend compte l'existence d'une croissance allométrique nettement majorante caractérisant l'accroissement en largeur et en particulier, nettement supérieure à celle déjà rencontrée au début de la phase mâle. A ce moment là, la largeur du corps croît relativement plus vite que la longueur totale. En coordonnées logarithmiques, cela se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 1,785$, d'indice à l'origine $B = -1,268$, et d'équation $Y = 1,785 X - 1,268$. Rappelons toutefois que cet accroissement en largeur est caractérisé, dans le cas de ce Cymothodien, par une asymétrie très nette suivant les péréionites considérés. La courbe de regression considérée correspond à l'évolution du rapport largeur au niveau du péréionite V à la longueur totale ; En effet, au péréionite V correspond la largeur maximale du corps et la prise en considération de la largeur de l'un des six autres péréionites abaisserait très nettement le taux de croissance. C'est d'ailleurs cette asymétrie très importante dans la croissance en largeur du péréionite cinq, par rapport aux autres segments thoraciques, qui confère aux individus en phase femelle de cette espèce leur aspect caractéristique.

Notons également que c'est à ce stade que l'accumulation de tissu adipeux, surtout au niveau de la face sternale (et qui a débuté durant les stades précédents), devient très importante.

- Enfin, chez les individus dont les tailles atteignent ou dépassent 14 millimètres et sont comprises sensiblement entre 14 et 20 millimètres, la croissance en largeur obéit à une nouvelle loi qui se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,966$, d'or-

.../...

donnée à l'origine $B = -0,334$, et d'équation $Y = 0,966 X - 0,334$. C'est dire que, par rapport aux individus précédents, la croissance relative en largeur se ralentit nettement. Ces individus conservent toujours cependant l'aspect typique de la phase femelle.

- o -

Par conséquent, l'étude de la croissance relative en largeur nous permet, dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), de compléter les observations que l'on peut faire "in natura" et au laboratoire. Elle nous permet en particulier de distinguer, au cours de l'évolution postlarvaire et de la vie de ce Cymothoadien, cinq étapes distinctes correspondant aux tailles moyennes respectives :

- 4 à 6 millimètres.
- 6 à 8 millimètres.
- 8 à 11 millimètres.
- 11 à 14 millimètres.
- 14 à 20 millimètres.

L'examen parallèle de l'évolution des appareils génitaux et de certains caractères sexuels externes nous a permis de compléter cette étude, en nous permettant d'attribuer à chacune de ces étapes sa véritable signification physiologique.

℘) - Evolution des appareils génitaux :

La phase mâle, qui débute pour des tailles avoisinant 4 millimètres, est précédée, comme chez tous les Cymothoadiens que nous avons examinés, par un stade au cours duquel les péréiopodes de la septième paire apparaissent, mais encore grêles et repliés ventralement.

Au cours de ce stade, la spermatogénèse débute, mais faiblement, en général dans les six utricules testiculaires. Elle est, toutefois, souvent plus avancée dans les deux plus antérieurs, où l'on peut déjà observer des

spermatogonies, des spermatocytes et des spermatides en rosette, ainsi que des grains réfringents d'excrétion. A ce niveau, les cellules de la couche bordante sont bien visibles. Dans les quatre utricules distaux on n'observe généralement pas de spermatides. A ce stade, la taille des utricules, en coupe transversale, peut atteindre, au niveau du plus grand diamètre, de 90 à 130 μ .

La partie ovarienne des gonades est par contre réduite. En coupe transversale, on n'observe que quelques rares ovocytes (de 1 à 2 par coupes) dont les plus gros mesurent seulement de 30 à 40 μ de diamètre, avec des vésicules germinatives de 20 μ environ et un gros nucléole de 5 à 6 μ . L'oviducte est simplement à l'état d'ébauche, se détachant de l'ovaire sur le milieu du bord externe ; il n'atteint pas la face sternale mais seulement, en général, le niveau des muscles latéro-obliques du péréion.

Le canal défèrent est visible mais la lumière en est souvent totalement inexistante. On ne remarque évidemment pas de différenciation en vésicule séminale. A ce stade, le canal défèrent mesure de 50 à 55 μ de diamètre. Les noyaux des cellules pariétales mesurent de 10 à 12 μ . Vers la partie distale du canal défèrent on remarque, dans certains cas, l'existence de quelques rares spermatozoïdes et de granules réfringents d'excrétion. Le canal défèrent ne fait par ailleurs pas saillie à l'extérieur. Les appendices copulateurs ne sont pas encore visibles mais on peut déjà remarquer, dans certains cas, un début de différenciation sous forme d'un repli cuticulaire sternal.

Par conséquent, ces animaux, qui ne possèdent que des péréiopodes de la septième paire grêles et repliés sous la face sternale, présentent un début très faible de l'activité spermatogénétique (c'est à ce stade qu'a lieu la première poussée spermatogénétique) ; mais ils ne peuvent encore fonctionner comme mâles, du fait en particulier de la différenciation incomplète des canaux déférents et des apophyses copulatrices. Ces individus correspondent à un stade que l'on peut désigner, à la suite des résultats de LEGRAND chez Anilocra frontalis Milne Edwards, par le terme de stade de "prépuberté" mâle. Le développement des appareils génitaux dans le sens

mâle prépare l'état mâle fonctionnel qui suit.

A partir du stade de "prébuberté mâle", et en se basant sur les données résultant de l'étude de la croissance en largeur, nous avons suivi l'évolution des appareils génitaux au cours du développement post-larvaire chez cette espèce.

- Individus de 4 à 6 millimètres de longueur totale :

Pour les animaux les plus petits, c'est à dire pour des tailles avoisinant environ 4 à 5 millimètre de longueur, la spermatogénèse a vraiment débuté dans les trois utricules testiculaires, de chaque côté ; en général, elle est très active. On observe de nombreux spermatogonies, spermatocytes, spermatides et des spermatozoides, ainsi que de nombreuses figures de méiose. La couche pariétale est bien développée et les noyaux abondants. Les utricules mesurent, au niveau du diamètre optimal, sensiblement comme au stade précédent. La partie ovarienne de la gonade est bien sûr présente, distincte mais réduite, avec des ovogonies, et des ovocytes rares. L'oviducte n'est pas encore complètement achevé et en particulier, il ne fait pas saillie à l'extérieur. Dans la majorité des cas, il n'atteint même pas encore la face sternale du corps. La lumière du canal défèrent est encore relativement étroite, avec des spermatozoides peu nombreux et des granules d'excrétion réfringents. Toutefois, la vésicule séminale est déjà légèrement différenciée, avec également à l'intérieur, quelques amas peu nombreux de spermatozoides ; le canal défèrent fait à ce moment là saillie à l'extérieur et les appendices copulateurs sont bien visibles.

Par conséquent, avec ces animaux débute la puberté mâle et dès ce stade, les parasites peuvent fonctionner comme mâles, du fait, en particulier, de la différenciation complète des appendices copulateurs.

- Pour les parasites de tailles supérieures, soit environ de 5 à 6 millimètres pour la longueur totale, l'évolution sexuelle mâle va encore s'accroître. Dans les six utricules testiculaires, l'activité spermatogénétique est intense. A ce stade, les urnes testiculaires peuvent atteindre de

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
=====

RELATIVE EN LARGEUR CHEZ EMETHA Audouinii (Milne Edwards).
=====

1) - Diagramme de dispersion.

2) - Courbe de regression.

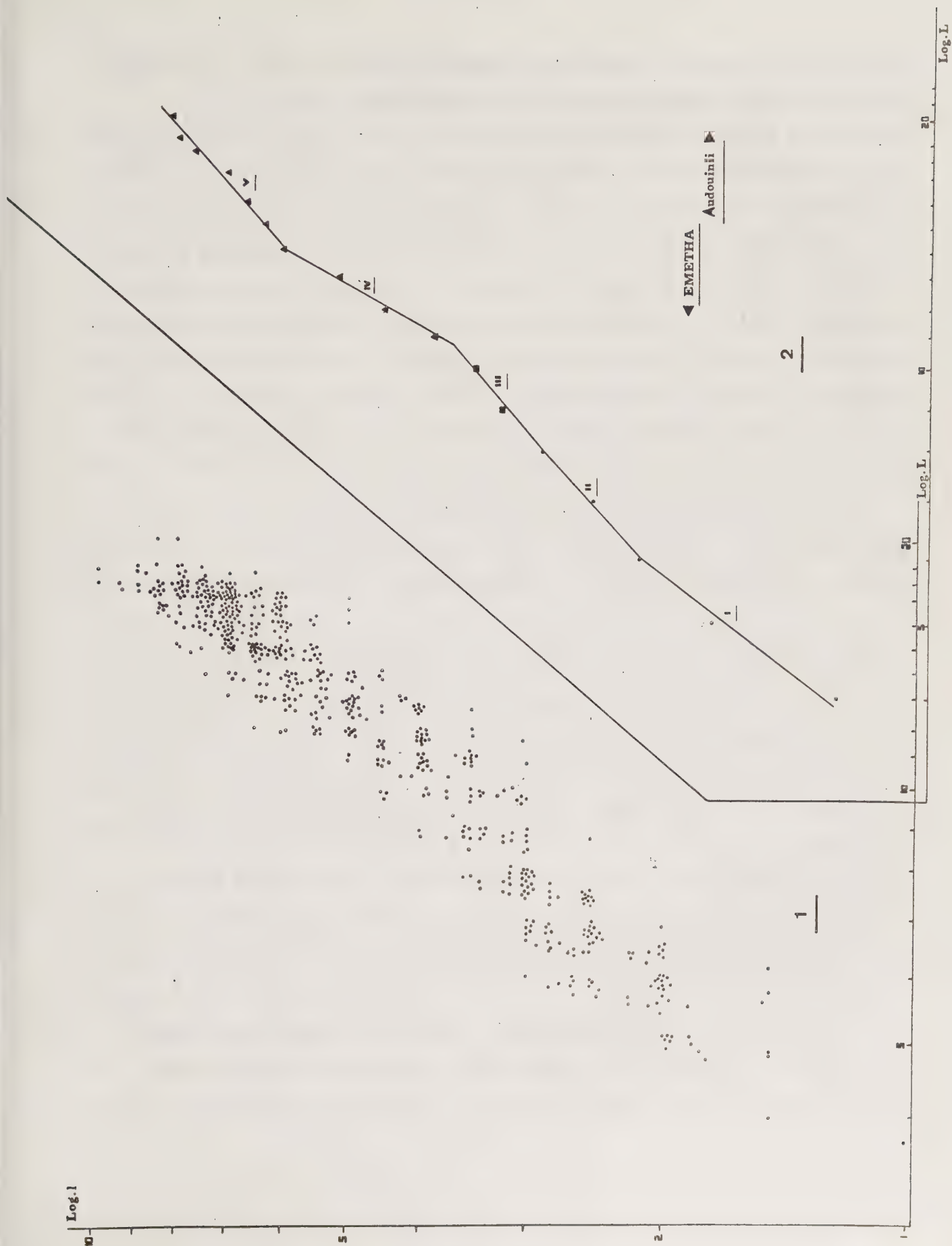
Abscisses : les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

Ordonnées : les largeurs maximales (Coordonnées logarithmiques).

° = Phase sexuelle mâle.

▲ = phase sexuelle femelle.

■ = stade de transition.



170 à 200 μ de diamètre ; Elles sont bourrées, principalement au niveau de leur partie antérieure, de nombreux spermatocytes et de spermatides à disposition en rosette ; dans leur partie postérieure, on remarque principalement de nombreux spermatozoides. Le canal paraovarique renferme des spermatozoides et des grains d'excrétion réfringents. Au dessous, le canal défèrent et la vésicule séminale sont remplis de spermatozoides en amas. La lumière du canal défèrent est importante ; elle peut atteindre de 70 à 140 μ de diamètre et renferme, en général, de nombreux groupes de spermatozoides jusqu'à son extrémité, avec toujours de nombreux granules réfringents. La vésicule séminale atteint également un développement très important, pouvant atteindre de 200 à 300 μ de diamètre. La paroi du canal défèrent, et de la vésicule séminale, mesure de 5 à 10 μ , avec des noyaux de 8 à 10 μ ; certains, relativement importants, peuvent même atteindre 15 μ pour le plus grand diamètre ; ils sont ovoïdes.

La partie ovarienne de la gonade commence à se développer d'une manière nette. Elle prend une forme sacci-forme se différenciant de la forme aplatie caractérisant le début du développement. L'importance de l'organe s'accroît nettement. On observe des cellules folliculeuses nombreuses et quelques ovocytes, mais dont la taille est sensiblement identique à celle des ovocytes des animaux du stade précédent (animaux à septième paire de péréiopodes rudimentaires). En effet, les plus gros atteignent 40 μ de diamètre ; Toutefois, certains peuvent mesurer 80 μ environ. Notons également qu'il n'y a pas encore de vitellogénèse. Chez ces animaux, au début de l'évolution l'oviducte est présent, bien développé, mais, atteignant l'hypoderme sternal, il ne fait pas saillie à l'extérieur ; d'autre part, la lumière est souvent peu ou pas visible, ou alors très étroite. Par la suite, au cours de l'évolution des individus, une ouverture vers l'extérieur va généralement apparaître, mais simplement sous forme d'une incisure très fine dont les bords sont appliqués l'un contre l'autre.

Ce stade, caractérisé par une évolution complète de l'état sexuel mâle, peut être défini comme correspondant au stade de "puberté mâle" typique.

- Individus de 6 à 8 millimètres de longueur totale :

Chez ces animaux, l'activité spermatogénétique est encore présente dans les six utricules testiculaires. On observe principalement de nombreux spermatocytes serrés les uns contre les autres, de nombreux spermatides et spermatozoides. L'utricule proximal est toujours un peu plus avancé que les autres, avec surtout des spermatides et des spermatozoides. En outre, les urnes testiculaires les plus distales peuvent mesurer jusqu'à 250 μ pour le diamètre optimal ; les premières sont en général plus réduites, atteignant 60 à 130 μ ; Au niveau de chacune des deux gonades, la paroi de l'utricule antérieur commence assez fréquemment à se friper. La couche bordante est toujours relativement bien développée. Le canal paraovarique renferme toujours des amas de spermatozoides, le canal défèrent fait toujours saillie à l'extérieur et les appendices copulateurs sont bien développés. En outre, le canal défèrent est dans la majorité des cas, rempli de sperme ; il en est de même de la vésicule séminale, qui peut conserver une taille relativement importante (250 μ) mais qui, en général, sera réduite par rapport au stade précédent (100 μ).

Chez les plus petits parmi ces individus, pour des tailles voisines de 6,5 millimètres, on ne remarque pas de grande différence en ce qui concerne l'évolution ovarienne. Il n'est cependant pas rare de trouver des ovocytes mesurant de 80 à 90 μ de diamètre. L'oviducte fait saillie à l'extérieur par une incisure très fine à travers la couche cuticulaire sternale. Chez certains rares individus, si l'incisure n'est pas encore complètement développée, elle commence cependant à apparaître.

Chez les animaux plus évolués, soit pour des tailles avoisinant 7 millimètres en ce qui concerne la longueur totale, la partie ovarienne des gonades commence en général à évoluer nettement. L'ovaire augmente de volume et la vitellogénèse, encore faible cependant, commence à se manifester. En moyenne, on observe une dizaine d'ovocytes relativement bien développés par coupe transversale ; ils peuvent alors atteindre de 90 à 130 μ de diamètre, les plus gros se situant du côté interne de l'ovaire, à l'opposé par conséquent du canal paraovarique. L'oviducte est sensiblement inchangé.

.../...

Ces individus, caractérisés par une nette persistance de l'activité spermatogénétique, peuvent encore fonctionner normalement comme mâles. Une réduction plus ou moins sensible de l'intensité de la spermatogénèse, en particulier au niveau des utricules proximaux, ainsi qu'un début de vitellogénèse dans certains ovocytes, nous autorisent à estimer qu'il s'agit là d'un stade sexuel ayant la valeur d'un stade de "prolongation de la puberté mâle".

- Individus de 8 à 11 millimètres de longueur totale :

L'étude de la croissance relative en largeur nous a permis de mettre en évidence, dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), l'existence d'un stade correspondant à la plupart des individus dont les tailles s'échelonnent entre 8 et 11 millimètres. A priori, il a la valeur d'une étape de transition puisque les individus qui la parcourent évoluent progressivement vers l'état sexuel femelle. L'examen de l'évolution physiologique des gonades ne fait que confirmer ce premier résultat. En effet, chez la grande majorité de ces animaux :

Si certains stades de la spermatogénèse sont encore visibles dans la lumière des utricules testiculaires, de nombreuses spermatides sont toutefois en dégénérescence ; Elles sont très chromophiles, acidophiles, et colorables en masse ; De la même façon, les utricules eux-mêmes, s'ils peuvent encore, chez les plus petits individus, atteindre environ 200 μ de diamètre, vont toujours, par la suite, se réduire progressivement et nettement. L'assise pariétale est également généralement réduite mais les noyaux, d'ailleurs également réduits (5 μ en moyenne), y sont encore nombreux.

La partie ovarienne des gonades continue son évolution ; en général, elle est bien développée. Les ovocytes sont disposés sur 1 à 4 rangs et certains présentent déjà une vitellogénèse active et avancée. Ils peuvent mesurer jusqu'à 150 à 200 μ de diamètre. L'oviducte, bien développé, fait nettement saillie à l'extérieur.

Les appendices copulateurs se réduisent et ne sont certainement plus

capables de fonctionner normalement, en particulier chez les plus gros parmi ces animaux. D'ailleurs le canal paraovarique ainsi que le canal défèrent ne contiennent pratiquement plus de spermatozoides. Par contre, la vésicule séminale en renferme encore des amas et si certains individus, parmi les plus petits, peuvent encore présenter une vésicule séminale de diamètre assez important, elle se réduira toujours nettement par la suite.

Rappelons également que c'est chez ces animaux que commence à apparaître nettement une accumulation de tissu adipeux, au niveau surtout de la face sternale.

Par conséquent, les résultats obtenus par l'étude de la croissance relative en largeur chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) se trouvent, dans ce cas également, confirmés par l'examen de l'évolution des appareils génitaux. En effet, le stade particulier, correspondant à la plupart des parasites dont les tailles s'échelonnent entre 8 et 11 millimètres (et qu'une étude d'évolution morphologique nous permet de définir comme une étape de passage de l'état sexuel mâle à l'état sexuel femelle), est bien marqué également, au niveau des gonades, par une évolution dans le sens femelle. Il s'agit donc bien d'un stade qui peut être défini comme correspondant à un stade de transition.

- Individus de 11 à 14 millimètres de longueur totale :

Ces individus présentent la morphologie typique de la phase sexuelle femelle qui a déjà été précisée. C'est également dès ce stade, et pour des tailles avoisinant 11 millimètres, que les premières pontes vont apparaître. Les plus jeunes femelles ovigères que nous avons récoltées présentaient précisément des tailles voisines de 11 millimètres.

En ce qui concerne la partie mâle des gonades, on note une réduction très poussée. Les utricules sont encore visibles, mais sont toutefois très réduits puisqu'ils mesurent, en moyenne et pour le plus grand diamètre, de 15 à 40 μ . A l'intérieur, on ne remarque la présence que de quelques cellules dont les noyaux sont seuls, en général, bien visibles, et qui se

colorent uniformément.

Le canal défèrent est relativement très fin, à lumière très étroite ou peu visible. En particulier, on ne distingue plus la vésicule séminale qui s'est différenciée. Le canal défèrent mesure de 20 à 50 μ de diamètre ; la paroi en est encore importante, relativement épaisse, mesurant de 15 à 20 μ en moyenne. Il ne renferme plus de spermatozoïdes. Les appendices copulateurs, s'ils sont encore présents mais très réduits chez les plus jeunes individus qui n'ont pas encore pondu, vont disparaître complètement à la mue qui libèrera les lamelles incubatrices correspondant à la première parturition.

Dans l'ovaire, la vitellogénèse est évidemment intense et les ovocytes vont augmenter considérablement en taille jusqu'à atteindre les tailles correspondantes des oeufs au moment de la ponte.

Par ailleurs, il est intéressant de noter que, immédiatement après une ponte, l'ovaire reprend un nouveau cycle d'activité. En effet, chez de tels individus qui possèdent des oeufs, des embryons ou des animaux aux stades Pulli dans leur marsupium, à la partie antérieure de l'ovaire, on remarque de très jeunes ovocytes sans vitellogénèse ; par contre, dans la partie médiane, les ovocytes montrent à nouveau un début de vitellogénèse, mais ils sont sur un seul rang, au moins durant les premiers stades ; Les moins développés sont normalement situés vers les bords latéraux de l'animal.

Les individus à ce stade, qui sont caractérisés par une involution nette de l'appareil génital interne mâle ainsi que par la possibilité de fonctionner comme femelle, peuvent être définis comme correspondant à un stade de puberté femelle.

- Individus de 14 à 20 millimètres de longueur totale :

Chez ces individus, qui conservent l'aspect externe typique de la phase sexuelle femelle, mais qui se caractérisent en particulier, comparés à ceux du stade précédent, par un ralentissement du taux de croissance en largeur, l'involution progressive de la partie mâle des gonades s'accroît encore.

Les urnes testiculaires sont dégénérées. Le canal défèrent est encore visible juste au dessous de la partie ovarienne de la gonade, mais il est très mince et sa lumière n'est plus visible. Seule sa paroi est encore relativement épaisse avec, à ce niveau, de nombreux noyaux. Par la suite, il se perd dans le tissu adipeux ventral.

Le développement ovarien est identique à celui des animaux du stade précédent, mais le nombre des ovocytes dans les ovaires augmente avec l'accroissement en taille des individus en phase femelle.

En particulier et comme précédemment, on remarque que, chez les individus qui viennent de pondre, il y a une reprise de l'activité vitello-génétique dans certains ovocytes.

Cette cinquième et ultime étape dans l'évolution sexuelle des individus appartenant à l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), marquée en particulier par un fléchissement du taux de croissance en largeur, la persistance de l'activité génitale femelle et la regression de l'appareil génital mâle, représente une "prolongation de la première étape de puberté femelle", mais ne peut être considérée, comme le pense LEGRAND en ce qui concerne l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards, comme une étape de "post-puberté femelle".

γ) - Croissance de l'endopodite des pléopodes II :

L'examen de la croissance relative en largeur chez cette espèce, complétée par une étude de l'évolution des appareils génitaux au cours du développement postlarvaire, permet de mettre en évidence l'existence de cinq étapes distinctes au cours de la vie de ces Cymothoadiens. Ces résultats sont encore entérinés par les observations que l'on peut retirer de l'étude de la croissance relative de l'endopodite de la deuxième paire de pléopodes.

On sait que chez Anilocra frontalis Milne Edwards (LEGRAND, 1952), le tracé de la courbe de regression correspondante offre une analogie frappante avec celui de la croissance en largeur. Il en est de même chez Emetha

.../...

Audouinii (Milne Edwards). Toutefois, à l'opposé de ce que l'on observe chez les Anilocres et (comme nous le verrons) chez d'autres Cymothoadiens, l'évolution en taille de cet appendice n'est pas accompagnée de profondes modifications, en particulier au niveau de l'ornementation. Chez cette espèce, ces transformations structurales sont en effet plus précoces et reflètent très bien la perte très rapide, avant le début de la phase sexuelle mâle, des facultés de nage.

Ainsi, chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) et dans le cas des individus au stade Pullus secundus, les pléopodes de la deuxième paire présentent sur leurs deux rames, endopodites et exopodite, une bordure de soies relativement longues ; du côté interne du basipodite, on observe une rangée de quatre rétinacles d'accrochage des pléopodes symétriques. Contrairement à ce que l'on constate chez d'autres Cymothoadiens où cette ornementation persiste au delà des stades larvaires, chez cette espèce, lors du passage à l'état de puberté mâle, les rétinacles d'accrochage (permettant, quand ils existent, l'accrochage des pléopodes symétriques, synchronisant ainsi leurs battements et facilitant la nage des individus) disparaissent complètement ; s'il peut subsister encore, chez certains jeunes individus en phase mâle, une frange de soies très courtes sur les exopodites des pléopodes de la première paire et sur l'extrémité et le bord des appendix masculina, cette ornementation disparaît très rapidement. Nous savons d'ailleurs que, dès le début de la phase mâle, ces parasites sont désormais incapables de nager et si ce n'était l'observation d'individus en élevage, la seule observation de la réduction des attributs de nage nous permettrait de le supposer. Dès à présent, si l'on compare les résultats obtenus aux observations de LEGRAND chez Anilocra frontalis Milne Edwards (qui constate, en particulier, la persistance des rétinacles d'accrochage durant la phase mâle et sous forme de formations réduites qui ne se rejoignent plus d'un côté à l'autre durant la phase femelle), on peut remarquer que l'involution de ces attributs est bien plus précoce dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards) ; elle ne peut fournir, dans ce cas particulier, d'indice très significatif pour la compréhension de l'évolution postlarvaire de ces animaux.

.../...

Au contraire, si on étudie la croissance en longueur de la partie foliacée de l'endopodite de la deuxième paire de pléopodes, on constate une concordance frappante avec les résultats obtenus par l'étude de la croissance en largeur chez ces animaux.

En effet, l'établissement de la courbe de regression correspondante montre qu'au cours de l'évolution postlarvaire de cette espèce, cinq lois distinctes de croissance se succèdent, lois de croissance définies en coordonnées logarithmiques par des segments de droite dont les pentes ont été calculées, ainsi que les indices à l'origine ; ces segments de droite, comme dans le cas de la croissance en largeur, sont séparés par des points anguleux.

Ainsi :

- Chez les animaux dont les tailles sont comprises entre 4 et 6 millimètres, la croissance en longueur de la partie foliacée de l'endopodite de la deuxième paire de pléopodes se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 1,135$, d'indice à l'origine $B = -0,078$, et d'équation $Y = 1,135 X - 0,078$. Ceci indique l'existence, chez ces individus, d'une croissance allométrique majorante, l'endopodite des pléopodes II croissant relativement plus vite que la longueur totale du corps.

- Aux individus dont les tailles sont comprises entre 6 et 8 millimètres, et qui correspondent au stade que nous avons défini comme étant un stade de prolongation de la puberté mâle, correspond un segment de droite de pente $\alpha = 0,860$, d'ordonnée à l'origine $B = 0,146$, et d'équation $Y = 0,860 X + 0,146$. Après l'allométrie majorante caractérisant le stade précédent, on observe l'existence, chez ces animaux, d'une croissance allométrique minorante ; Elle met en évidence, au cours de l'étape de prolongation de la puberté mâle, une diminution nette du taux de croissance de l'appendice considéré qui, à ce moment là, croît moins vite que la longueur totale du corps.

- Chez les individus dont les tailles sont comprises entre 8 et 11 millimètres, la croissance en longueur de la partie foliacée de l'endopo-

.../...

dite de la deuxième paire de pléopodes se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,730$, d'indice à l'origine $B = 0,255$, et d'équation $Y = 0,730 X + 0,255$; ceci met en évidence une accentuation de la croissance allométrique minorante caractérisant les individus parcourant le stade de prolongation de la puberté mâle.

- A partir de la fin du stade de puberté mâle, on note une diminution du taux de croissance de l'endopodite des pléopodes de la deuxième paire en particulier, qui va de pair avec une diminution concomitante du taux de croissance en largeur du corps des animaux. Cette regression ira en s'accroissant depuis le stade de prolongation de la puberté mâle jusqu'au stade d'inversion sexuelle. Le passage à l'état sexuel femelle, marqué par un brusque élargissement thoracique, sera de la même façon accompagné par une augmentation brusque du taux de croissance de l'endopodite des pléopodes II. Chez les parasites dont les tailles sont comprises entre 11 et 14 millimètres et qui parcourent le stade de puberté femelle, cette augmentation se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,521$, d'indice à l'origine $B = -0,585$, et d'équation $Y = 1,521 X - 0,585$, ce qui rend compte de l'existence d'une allométrie largement majorante.

- L'étape de prolongation de la puberté femelle, qui caractérise les individus dont les tailles s'échelonnent entre 14 et 20 millimètres, est marquée, conjointement à un abaissement du taux de croissance en largeur, par un abaissement du taux de croissance de l'endopodite des pléopodes II. D'une valeur $\alpha = 1,521$ au cours du stade de puberté femelle, le taux de croissance va s'abaisser durant l'étape de prolongation de la puberté femelle et la loi de croissance correspondante ne sera plus représentée que par un segment de droite de pente $\alpha = 0,937$, d'indice à l'origine $B = 0,082$, et d'équation $Y = 0,937 X + 0,082$, ce qui traduit l'existence d'une allométrie légèrement minorante.

8) Evolution des "Appendix masculina" au cours du développement post-larvaire :

On sait que chez les Cymothoadiens (TRILLES, 1964), les

appendix masculina ne constituent pas un caractère sexuel externe mâle constant, puisqu'ils manquent chez certaines espèces et en particulier chez l'espèce Meinertia oestroides (Risso) .

Suivant la catégorie écologique à laquelle on s'adresse, nous savons également que l'évolution de ces appendices varie nettement, puisqu'ils peuvent persister durant un temps plus ou moins long pendant la phase sexuelle femelle, chez certains de ces parasites, ou alors involuer complètement, dès la fin du stade d'inversion sexuelle.

Ce dernier cas est en particulier celui de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).

Chez cette espèce, comme chez tous les Cymothoadiens que nous avons examinés et comme l'a également observé LEGRAND (1952) chez Anilocra frontalis Milne Edwards, l'apparition de la première ébauche d'appendix masculina coïncide avec celle de la septième paire de péréiopodes.

Dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), ces appendices resteront rudimentaires jusqu'à la taille de 4 millimètres environ, en ce qui concerne la longueur totale des animaux. Au delà, la taille de ces appendices va croître régulièrement et brusquement jusqu'à la taille de 6 millimètres. De 4 à 6 millimètres, les individus présentent des appendices bien développés et nous savons que ces animaux parcourent le stade de puberté mâle. C'est à partir de la taille de 6 millimètres que l'appendix masculina va commencer à involuer et le phénomène s'accentuera au delà de 8 millimètres, aboutissant, en particulier, à la disparition complète des appendices dès la fin du stade de transition. Cette involution présente d'ailleurs des intensités variables suivant les individus et c'est ce que tend à démontrer le diagramme de dispersion correspondant.

La construction de la courbe de régression correspondante rend bien compte de cette involution particulière, en mettant en évidence l'existence de deux lois distinctes de croissance :

- La première correspond aux individus dont les tailles sont compri-

.../...

ses entre 4 et 6 millimètres et qui parcourent, par conséquent, le stade de puberté mâle. La croissance relative des appendix masculina se traduit alors, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 2,259$, d'indice à l'origine $B = -0,883$, et d'équation $Y = 2,259 X - 0,883$. L'étude de l'évolution des appendix masculina reflète donc bien l'existence, pour ces individus, d'un stade de puberté mâle, en mettant en évidence une allométrie très largement majorante.

- A la suite de ce stade de puberté mâle, l'examen de l'accroissement en largeur, et de l'évolution des gonades plus particulièrement, nous a permis de distinguer un stade sexuel suivant, que nous avons défini comme représentant une prolongation de la puberté mâle (avec une réduction, en particulier, du taux de croissance en largeur, une diminution plus ou moins sensible de l'activité spermatogénétique et un début de vitellogénèse dans certains ovocytes). L'étude de l'évolution des appendix masculina au cours de cette étape ne fait que confirmer ce que les études précédentes nous avaient permis de remarquer. En effet, le taux de croissance de ces appendices, très important, comme nous venons de le voir, durant le stade de puberté mâle, se ralentit énormément et brusquement au cours du stade suivant ; l'évolution de ces appendices est représentée, à ce moment là, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,999$, d'indice à l'origine $B = 0,095$ et d'équation $Y = 0,999 X + 0,095$. Par conséquent, le début de la réduction de l'activité sexuelle mâle (accompagnée d'un début de vitellogénèse dans certains ovocytes) est accompagné, comme on pouvait s'y attendre, d'un début de regression des appendix masculina.

- Au delà du stade sexuel de prolongation de la puberté mâle, l'involution des appendix masculina va s'accroître conjointement au processus de regression de l'activité spermatogénétique et de l'évolution de l'activité ovogénétique, pour entraîner la disparition de ces appendices, chez tous les individus, dès la fin du stade d'inversion sexuelle. C'est ce que démontre l'examen du diagramme de dispersion concernant cette espèce. L'intensité de l'involution de ces appendices est cependant variable suivant les individus, comme chez tous les Cymothoadiens d'ailleurs, et c'est ce

.../...

qui explique que, à partir de la taille de 8 millimètres pour la longueur totale des animaux, on ne peut plus représenter raisonnablement l'évolution des appendix masculina par un segment de droite de pente définie.

b) MEINERTIA parallela (Otto).

α) - Croissance en largeur :

Comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), l'observation chez Meinertia parallela (Otto), des animaux au cours de l'évolution postlarvaire, permet à priori de se rendre compte de l'existence de variations nettes dans la croissance relative en largeur. Chez les individus en phase mâle de cette espèce, la forme s'affine nettement au cours de l'évolution sexuelle et les individus arrivent à présenter une forme nettement plus allongée que dans le cas des individus correspondants appartenant à l'espèce précédente. Au contraire, les individus que l'on peut considérer comme parcourant la phase de passage entre l'état mâle et l'état femelle sont mieux caractérisés que dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), car présentant, en particulier, un accroissement net du taux de croissance en largeur ; ils se rapprochent davantage de la morphologie de type femelle. L'acquisition complète de cette dernière correspondra à une augmentation encore plus nette du taux de croissance en largeur. Précisons toutefois que dans le cas de ce parasite, les bords latéraux du corps sont presque régulièrement parallèles, ce qui distingue nettement cette espèce des individus en phase femelle appartenant à l'espèce précitée. La largeur maximale correspond au quatrième ou au cinquième segment thoracique, mais la différence entre les divers périostes n'est pas aussi nette que dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards). Tous les caractères permettant de différencier les individus en phase mâle de ceux en phase femelle ont d'ailleurs déjà été indiqués dans la partie systématique de notre étude sur les Cymothoides.

Comme pour l'espèce précédente, nous avons essayé de déterminer le cycle évolutif de ce parasite en regroupant les données fournies par l'observation directe, l'étude physiologique des individus et celle de certains

COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE RELATIVE DE LA PARTIE FOLIA-
CEE DE L'ENDOPODITE DES PLEOPODES DE LA DEUXIEME PAIRE CHEZ :

EMETHA Audouinii (Milne Edwards).

MEINERTIA parallela (Otto).

MOTHOCYA epimerica Costa.

Abcisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

Ordonnées : Les longueurs de la partie foliacée des endopodites de la
deuxième paire (Coordonnées logarithmiques).

• : Phase sexuelle mâle.

■ : Stade de transition.

▲ : Phase sexuelle femelle.

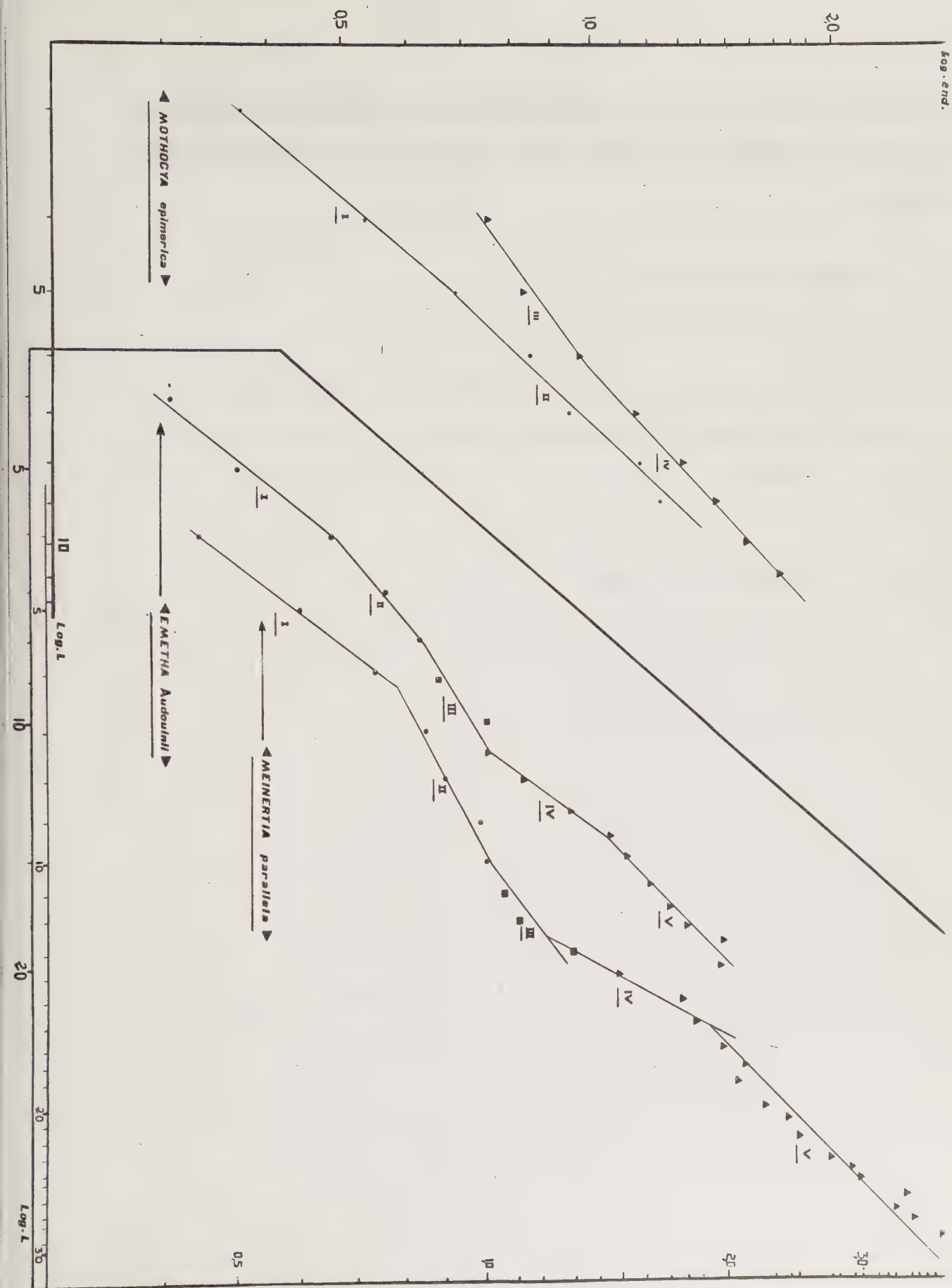


DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
RELATIVE EN LONGUEUR DES APPENDIX MASCULINA CHEZ EMETHA Audouinii (Milne
Edwards).

1) - Diagramme de dispersion.

2) - Courbe de regression.

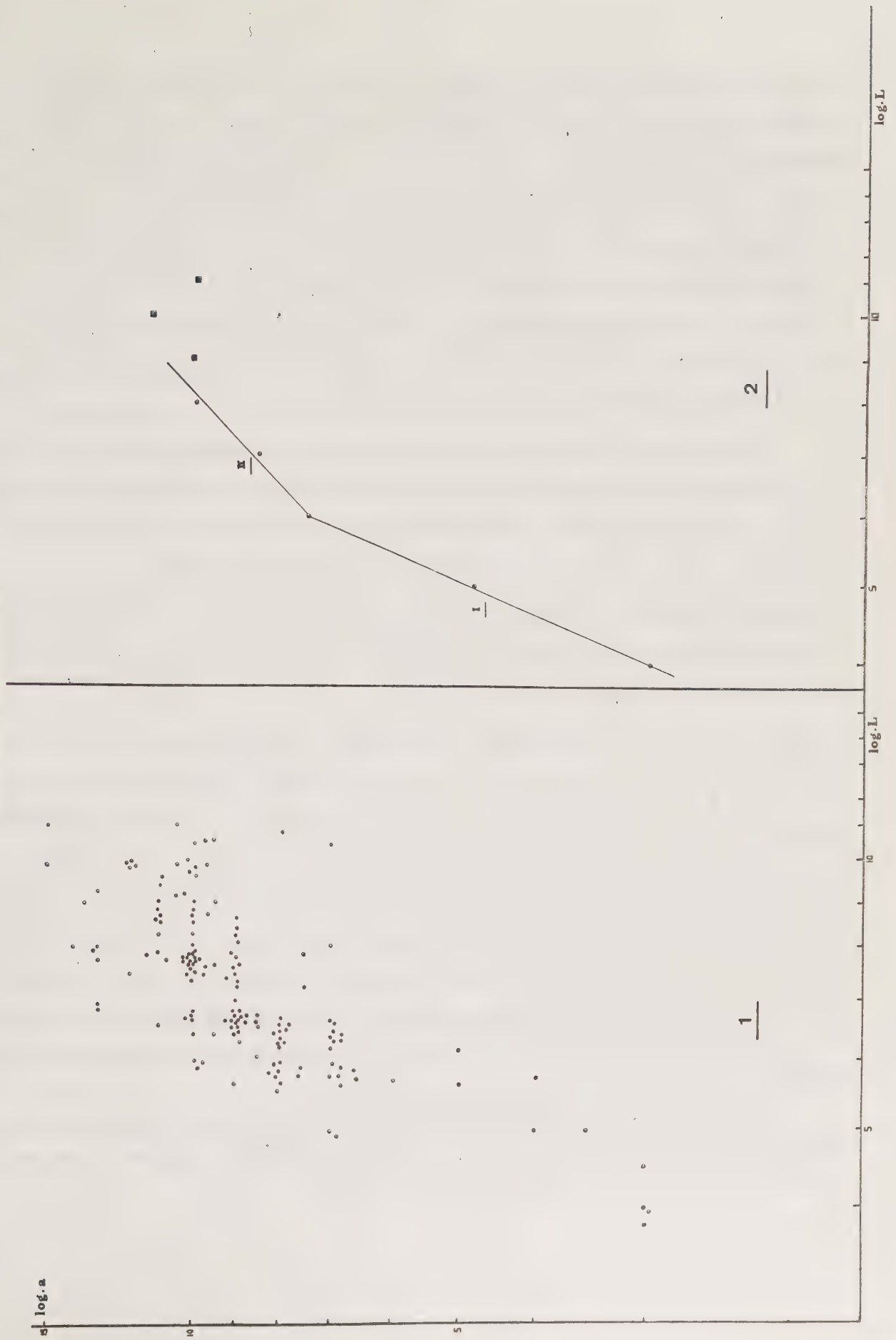
Abscisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

Ordonnées : Les longueurs des appendix masculina (Coordonnées logarithmiques).

• : Phase sexuelle mâle.

■ : Stade de transition.

◀ EMETHA Andouinini ▶



paramètres caractéristiques. Comme on pouvait s'y attendre, les résultats obtenus sont sensiblement homologues de ceux concernant l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards). En particulier, l'examen du diagramme de dispersion, se rapportant aux variations de la largeur maximale du corps en fonction de la longueur totale, nous permet de remarquer l'existence d'une croissance relativement régulière et surtout, sans la présence de discontinuités. Précisons également que nous n'avons pû établir, comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), de distinction possible, au point de vue de la croissance, entre les individus isolés sur un poisson ou appariés.

La courbe de regression correspondante rend compte fidèlement de l'évolution de ces parasites sur un cas particulier, celui de la croissance en largeur, mais qui, comme nous le verrons par la suite, est applicable à l'évolution postlarvaire générale de cette espèce.

Elle permet de rendre compte de l'existence de cinq phases successives, de cinq lois de croissance dans l'évolution sexuelle et physiologique des animaux, auxquelles correspondent cinq segments de droite reliés par quatre points anguleux. Ainsi :

- Au cours du développement postlarvaire, chez les individus dont les tailles sont comprises entre 4 et 7 millimètres, la croissance en largeur obéit à une loi qui, en coordonnées logarithmiques, se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 0,823$, d'indice à l'origine $B = -0,330$, et d'équation $Y = 0,823 X - 0,330$. Ceci traduit l'existence d'une croissance allométrique nettement minorante, la largeur augmentant moins vite, relativement, que la longueur totale. Ce type de croissance, s'opposant nettement à la croissance allométrique majorante caractérisant les individus correspondants de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), rend compte de la forme plus élancée des individus appartenant à l'espèce Meinertia parallela (Otto).

En extrapolant les résultats déjà obtenus dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), nous pouvons estimer, à priori, que ces animaux parcourent les stades de "puberté mâle".

.../...

- Comme on peut le remarquer directement à l'observation des individus correspondants, chez les animaux dont les tailles s'échelonnent entre 7 et 10 millimètres, la croissance en largeur se ralentit nettement par rapport aux animaux précédents ; elle n'est plus représentée que par un segment de droite de pente $\alpha = 0,560$, d'indice à l'origine $B = -0,106$, et d'équation $Y = 0,560 X - 0,106$. Ces parasites présentent alors une forme encore plus élancée et bien plus que pour les parasites correspondants de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards). Il est évident que ces individus parcourent le stade que nous avons défini chez l'espèce précédente sous les termes de stade de "prolongation de la puberté mâle".

Par conséquent, la diminution du taux de croissance, certainement consécutive au vieillissement, et que l'on a déjà observé chez l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards) lors du passage du stade de puberté mâle au stade de prolongation de la puberté mâle, se retrouve encore ici.

- Chez les parasites dont les tailles sont comprises entre 10 et 13 millimètres environ, le taux de croissance en largeur va légèrement augmenter par rapport à celui caractérisant les animaux du stade précédent. Ceci se traduit par l'existence d'une nouvelle loi de croissance, distincte de la précédente, et à laquelle correspond un segment de droite de pente $\alpha = 0,946$, d'indice à l'origine $B = -0,487$, et d'équation $Y = 0,946 X - 0,487$; ceci rend compte également de l'existence d'une croissance allométrique, supérieure à la précédente, mais encore légèrement minorante.

Sans toutefois correspondre à des modifications morphologiques profondes (les animaux qui parcourent le stade correspondant ne se différenciant pas encore d'une manière absolue des individus en phase mâle, dont ils conservent par exemple, bien qu'à un moindre degré, l'allure élancée) l'augmentation de la croissance en largeur, ainsi qu'en particulier le début de l'accumulation de tissu adipeux au niveau de la face sternale, laissent entrevoir la réalisation prochaine de la phase sexuelle femelle.

Comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), les individus qui parcourent cette troisième étape évoluent lentement vers l'état sexuel femelle ; les observations sur l'état physiologique ne feront

.../...

que confirmer ce premier résultat. On peut donc définir cette étape comme correspondant à un stade de passage entre l'état sexuel mâle et l'état sexuel femelle.

- Aux parasites dont les tailles s'échelonnent entre 13 et 17 millimètres correspond une nouvelle loi de croissance en largeur. Cette nouvelle étape dans l'évolution de l'espèce Meinertia parallela (Otto) est marquée par un brusque accroissement du taux de croissance, comparable à celui que l'on observe dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards). Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,586$, d'ordonnée à l'origine $B = -1,206$, et d'équation $Y = 1,586 X - 1,206$. Les individus qui parcourent cette nouvelle étape présentent alors une morphologie typique femelle ; Notons en particulier que chez cette espèce, l'accroissement en largeur, dont le taux augmente brusquement lors de la réalisation de la phase femelle, est cependant plus progressif que dans le cas de l'espèce précédente ; ceci, pour la bonne raison que le taux de croissance en largeur s'accroît déjà chez Meinertia parallela (Otto), et par rapport à celui du stade de prolongation de la puberté mâle, dès le stade de transition.

- Nous avons déjà observé, chez Emetha Audouinii (Milne Edwards), un abaissement net du taux de croissance pour les individus en phase femelle dont les tailles sont supérieures à 14 millimètres. Ce sont des résultats sensiblement analogues que nous avons obtenus dans le cas de l'espèce Meinertia parallela (Otto). Ainsi, le taux de croissance, après avoir augmenté nettement lors du passage à l'état de puberté femelle, va s'abaisser considérablement chez les individus dont les tailles s'échelonnent entre 17 et 29 millimètres. Cette nouvelle loi de croissance sera alors représentée par un segment de droite de pente $\alpha = 0,908$, d'indice à l'origine $B = -0,378$, et d'équation $Y = 0,908 X - 0,378$, ce qui rend compte de l'existence d'une croissance allométrique légèrement minorante, mais qui s'oppose à la croissance allométrique nettement majorante, caractéristique du stade précédent.

.../...

Nous retrouvons donc, dans le cas de ce parasite, les mêmes caractéristiques que pour l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), ce qui permet de définir, au sein de l'évolution sexuelle femelle, deux stades successifs distincts (comme d'ailleurs dans le cas de l'évolution sexuelle mâle), correspondant respectivement à une puberté et à une prolongation de la puberté (les deux étant séparés par un stade de transition durant lequel se réalise progressivement l'inversion sexuelle).

- o -

L'étude de l'évolution morphologique générale (et plus particulièrement de la croissance relative en largeur) nous permet, dans le cas de l'espèce Meinertia parallela (Otto) comme dans celui de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), de distinguer, au cours du développement postlarvaire, cinq étapes successives correspondant aux tailles moyennes :

- 4 à 7 millimètres.
- 7 à 10 millimètres.
- 10 à 13 millimètres.
- 13 à 17 millimètres.
- 17 à 29 millimètres.

Ces stades successifs, définis à partir de l'étude d'un cas particulier, celui de l'accroissement en largeur, sont également caractérisés par des modifications physiologiques plus intimes, en particulier au niveau des appareils génitaux internes et externes. Leur étude, comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), permet d'attribuer à chacun sa véritable signification physiologique.

β) - Evolution des appareils génitaux :

Entre les stades larvaires proprement dits et les stades postlarvaires successifs que nous venons de préciser biométriquement,

.../...

se situe une étape distincte ; au cours de cette étape, les individus ne possèdent que les péréiopodes de la septième paire grêles et repliés sous la face sternale. Ces animaux ne peuvent encore fonctionner comme mâle, du fait de la différenciation incomplète des canaux défèrents et des apophyses génitales. Ce stade peut, comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), être défini comme correspondant à un stade de "prépuberté mâle". C'est à partir de cette étape particulière que cinq stades successifs distincts peuvent être définis, au cours du développement postlarvaire de Meinertia parallela (Otto), stades correspondant respectivement aux tailles suivantes :

- Individus de 4 à 7 millimètres de longueur totale :

Les animaux qui parcourent ce premier stade présentent une évolution physiologique à rapprocher de celle correspondant aux individus de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).

En effet, chez les plus petits de ces animaux, dont les tailles avoisinent 4 à 4,5 millimètres, la spermatogénèse a débuté et est active, dans les trois utricles testiculaires de chacune des deux gonades. Le diamètre moyen des ampoules testiculaires est en général de 100 μ et à l'intérieur, on remarque de nombreux stades de la spermatogénèse, en particulier de nombreux spermatocytes et spermatides ; l'assise pariétale est bien développée, mesurant, en moyenne, de 10 à 20 μ d'épaisseur, avec des noyaux granuleux et ovoides de 12 à 22 μ .

Le canal défèrent présente encore une lumière étroite. Il peut mesurer de 30 à 40 μ de diamètre avec une lumière de 15 à 25 μ . La vésicule séminale, encore peu distincte, est toutefois repérable au niveau d'un élargissement peu important du canal défèrent qui peut atteindre de 40 à 60 μ de diamètre. Le canal défèrent et la vésicule séminale contiennent des spermatozoides, mais qui ne sont pas très nombreux encore. Les appendices copulateurs sont visibles.

La partie ovarienne des gonades est encore réduite, avec quelques ovocytes seulement (de 1 à 3 par coupes) ; Le cytoplasme y est peu abondant, mais on observe déjà de nombreuses cellules folliculeuses. A ce stade,

.../...

l'ovaire en coupe transversale peut atteindre 100 μ environ de largeur et 40 μ environ d'épaisseur. Parmi les ovocytes, les plus gros mesurent de 18 à 20 μ de diamètre environ et présentent une vésicule germinative, à nucléole bien visible, de 12 μ en moyenne. La partie ovarienne des gonades apparaît encore assez fripée. L'oviducte n'est qu'à l'état d'ébauche et mesure de 50 à 60 μ environ de long. Il n'atteint pas la face hypodermique sternale du corps.

- Chez les individus de taille supérieure, la spermatogénèse est intense dans tous les utricules. Au sommet, on observe des spermatogonies, et vers le bas, tous les stades de la spermatogénèse. L'assise pariétale est bien développée, surtout dans les zones médianes et postérieures, où l'on observe des spermatides. Elle peut alors atteindre de 20 à 45 μ d'épaisseur, avec des noyaux de 5 à 18 μ . Dans les autres zones, la paroi des utricules est relativement mince, mesurant de 5 à 10 μ d'épaisseur, avec des noyaux souvent très ovoïdes, de 10 à 20 μ pour le plus grand diamètre ; Ils peuvent dans certains cas atteindre 40 μ . Les appendices copulateurs sont toujours bien développés ; le canal défèrent est rempli de spermatozoides avec des granules d'excrétion réfringents ; Il peut mesurer de 50 à 80 μ de diamètre ; sa paroi est souvent relativement épaisse (10 à 15 μ) avec des noyaux de 5 à 10 μ ; L'assise pariétale est d'ailleurs toujours plus importante au niveau du bord interne du canal défèrent. La vésicule séminale est bien développée et peut atteindre 140 μ de diamètre.

La partie ovarienne des gonades est encore réduite, légèrement plus développée, cependant, qu'au stade précédent. On n'observe encore que quelques ovocytes seulement par coupe transversale ; l'ovaire est encore aplati, dans la majorité des cas ; il peut mesurer de 200 à 300 μ de large. Les ovocytes les plus développés se situent au niveau de la bordure interne des ovaires ; Ils peuvent mesurer de 50 à 100 μ de diamètre ; Il n'y a pas encore de vitellogénèse. L'oviducte est encore à lumière étroite ; Souvent, elle n'est pas visible. L'oviducte atteint la face hypodermique sternale, mais ne fait pas saillie à l'extérieur.

.../...

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
RELATIVE EN LARGEUR CHEZ MEINERTIA parallela (Otto).

1) - Diagramme de dispersion.

2) - Courbe de regression.

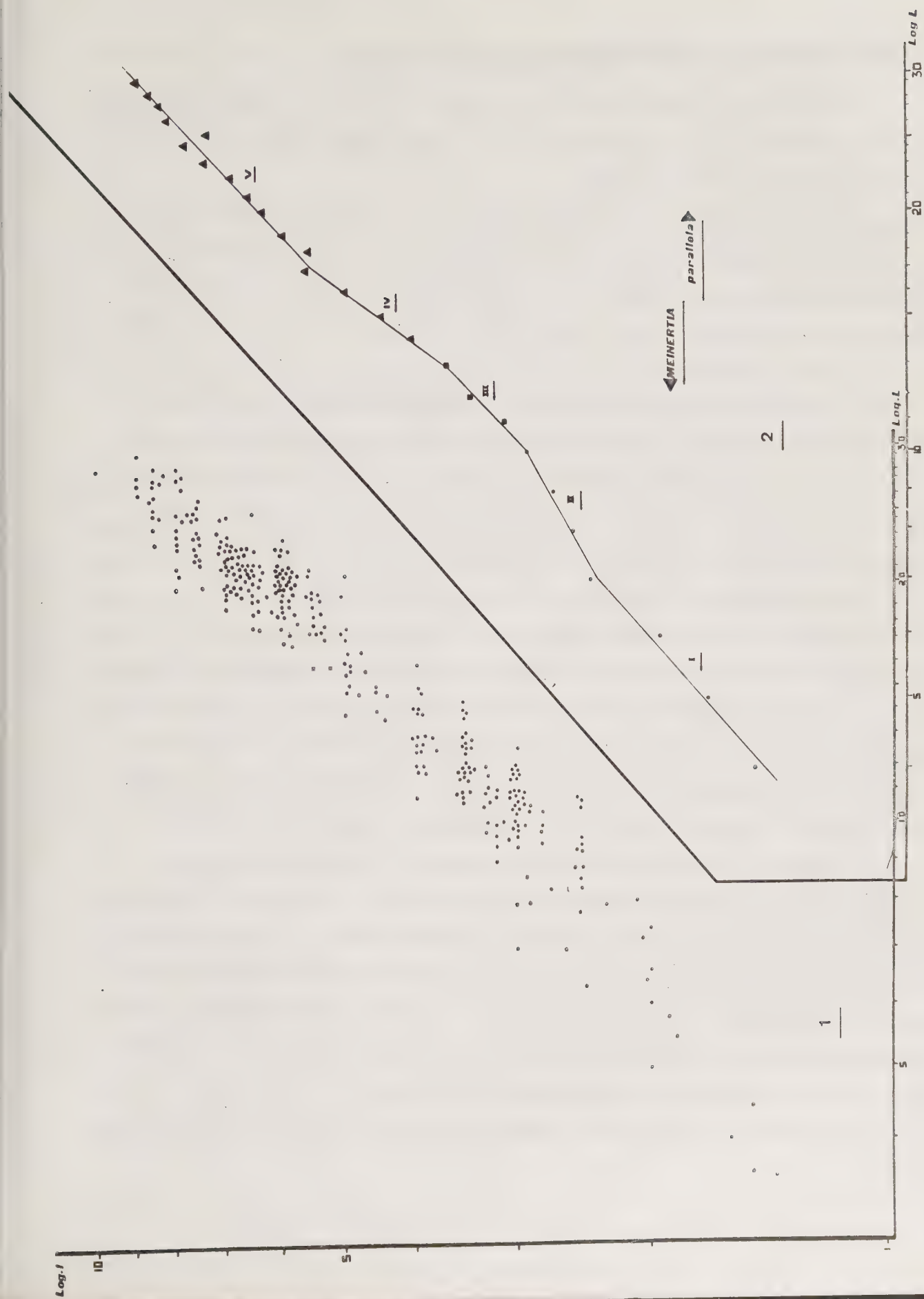
Abcisses : les longueurs totales (coordonnées logarithmiques).

Ordonnées : les largeurs maximales (coordonnées logarithmiques).

● : Phase sexuelle mâle.

■ : Stade de transition.

▲ : Phase sexuelle femelle.



- Individus de 7 à 10 millimètres de longueur totale :

Chez les plus petits parmi ces animaux et pour des tailles avoisinant 7,5 millimètres, l'état physiologique est sensiblement le même que celui des parasites au stade précédent.

Chez les animaux de tailles supérieures, on note une nouvelle évolution des appareils génitaux. En effet, dans les utricules testiculaires, la spermatogénèse est encore active dans la majorité des cas et l'on peut observer de nombreux spermatocytes, spermatides et spermatozoïdes. L'assise pariétale est encore bien développée par endroits, pouvant atteindre de 30 à 40 μ d'épaisseur. Les utricules testiculaires, encore en activité intense, peuvent être de grande taille et mesurer encore de 150 à 200 μ de diamètre. Cependant, toutes les ampoules testiculaires ne sont pas également développées. Dans la majorité des cas, on n'en trouve que de une à deux bien actives par gonade ; l'ensemble peut ne pas être symétrique et on peut, par exemple, observer un seul utricule en activité intense à droite ou à gauche et deux pour la gonade symétrique.

Le canal défèrent, surtout dans sa partie antérieure, et la vésicule séminale, sont remplis de spermatozoïdes ; les appendices copulateurs sont encore bien visibles. Le canal défèrent peut encore être de taille relativement importante, pouvant atteindre de 50 à 75 μ . De même, l'assise pariétale, au niveau de la partie antérieure du canal défèrent, est très importante, mesurant de 5 à 15 μ d'épaisseur. A ce niveau, au milieu des spermatozoïdes, les granules d'excrétion réfringents sont abondants. La vésicule séminale peut atteindre encore de 150 à 200 μ de diamètre.

L'ovaire, qui est encore réduit (semblable à celui des animaux au stade précédent) chez les individus les plus petits, va continuer son développement durant ce stade. Pour des tailles supérieures, il sera généralement bien développé, avec des ovocytes à différents degrés d'évolution et sur plusieurs rangées. Comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), c'est à ce stade que l'on observe un début de l'activité vitellogénétique. Certains ovocytes peuvent varier, en dimension, de 30 à 50 μ pour les plus nombreux ; le diamètre de quelques-uns peut atteindre 150 μ . C'est en particulier chez les individus à ce stade que les vésicules germi-

natives des ovocytes de Meinertia parallela (Otto) sont bien visibles, avec répartition de la chromatine sous forme de mottes bien discernables. C'est également à ce stade que l'on observe, dans la majorité des cas, au niveau de la zone médiane interne de l'ovaire, une hypervitellogénèse précoce et aberrante intéressant de nombreux ovocytes (TRILLES, 1964) (Pl. 17 + 18). Notons dès à présent qu'à ce niveau, les cellules folliculeuses sont plus nombreuses et plus petites, et les grains d'excrétion abondants.

L'oviducte ne fait pas encore saillie à l'extérieur, mais arrive juste sous la cuticule sternale.

- Individus de 10 à 13 millimètres de longueur totale :

Chez ces animaux, l'activité spermatogénétique se ralentit énormément ; Les utricules testiculaires commencent à se vider à leur extrémité antérieure ; vers la partie postérieure, on observe encore surtout des spermatocytes et des spermatides peu nombreux qui, comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), paraissent bloqués et en dégénérescence. Dans certains cas, le dernier des utricules (le plus distal) est seul encore bien développé, avec de nombreux spermatocytes et spermatides. Il peut parfois atteindre de 120 à 200 μ de diamètre, en coupe transversale. A ce niveau, l'assise pariétale peut encore être bien développée, normale et sensiblement identique à celle des animaux du stade précédent. Elle peut encore atteindre jusqu'à 30 μ d'épaisseur par endroits. Ailleurs et en particulier dans la partie postérieure des utricules, l'assise pariétale est cependant indistincte.

Les appendices copulateurs mâles sont bien développés, mais il n'y a pas de spermatozoïdes à ce niveau. Notons également qu'au niveau de la face sternale du corps, le tissu adipeux commence à se développer intensément. Le "canal défèrent antérieur" présente encore, généralement, quelques amas de spermatozoïdes. Par contre, la vésicule séminale est encore remplie de sperme ; elle est bien développée. Dans quelques cas, on observe de rares amas de spermatozoïdes au niveau du "canal défèrent postérieur". Dans certains cas également, au niveau du canal défèrent, on observe, au milieu de spermatozoïdes peu nombreux, des spermatides dégénérées qui paraissent

.../...

- P H O T O G R A P H I E S 17 et 18 -

OVOGENESE ET VITELLOGEENESE PRECOCE ET ABERRANTE DURANT LE STADE DE PROLONGATION DE LA PUBERTE MALE CHEZ MEINERTIA parallela (Otto).

Photographie 17 : - Vue topographique en coupe transversale.

Photographie 18 : - Détail d'une portion d'ovaire à vitellogénèse aberrante.

f : Face dorsale.

m : muscles longitudinaux.

vs : vaisseau sanguin dorsal.

oa : portion d'ovaire à vitellogénèse aberrante.

on : portion d'ovaire normal.

p : défèrent paraovarique.

c : coecums.

i : intestin.

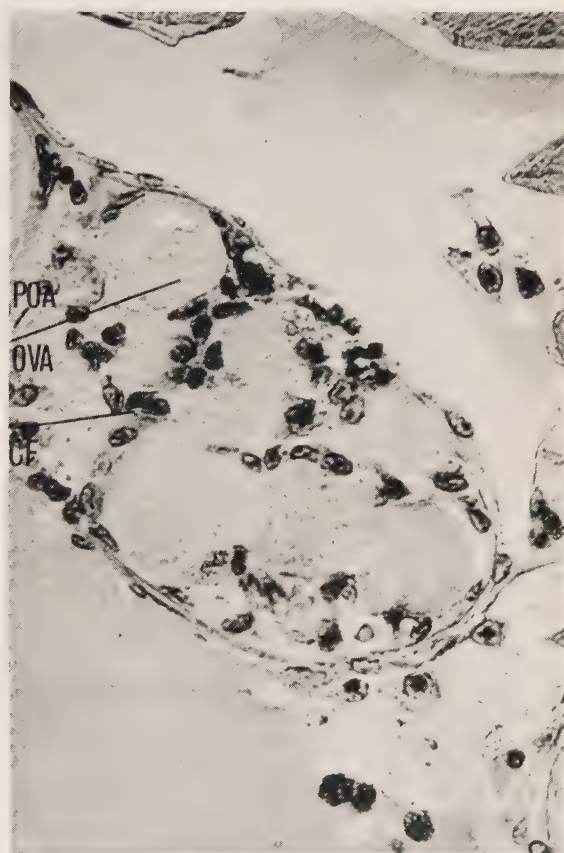
poa : portion d'ovaire à vitellogénèse abérrante.

cf : cellules folliculeuses.

ova : ovocytes abérrants.



17



18



s'écouler dans la lumière du canal.

En ce qui concerne le développement ovarien, chez les plus petits parmi ces animaux, dans l'ovaire sensiblement identique à celui des parasites au stade précédent, l'ovogenèse est relativement active et la vitellogénèse, qui a bien sûr débuté, est encore un peu ralentie. Les ovocytes présentent de la même façon un développement sensiblement équivalent à ceux des animaux précités. Dans ce cas, l'oviducte ne fait pas encore saillie à l'extérieur, mais l'emplacement du futur orifice est reconnaissable ; à ce niveau en particulier, la couche cuticulaire sternale est plus mince. Par ailleurs, la lumière de l'oviducte est généralement bien visible. Chez les animaux de tailles supérieures, l'ovaire est bien développé, avec une nette poussée de l'activité ovogénétique et vitellogénétique ; les ovocytes sont disposés sur plusieurs rangs. Notons que l'oviducte fait alors saillie à l'extérieur.

- Individus de 13 à 17 millimètres de longueur totale :

Ces individus présentent déjà la morphologie externe du type sexuel femelle. C'est également à ce moment là que les premiers individus ovigères vont faire leur apparition et les plus petits individus en phase sexuelle femelle ovigères, que nous avons rencontrés, mesuraient précisément 13 millimètres de longueur totale environ.

En ce qui concerne la partie mâle des gonades et comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), l'on observe un phénomène involutif relativement poussé. Les urnes testiculaires sont encore visibles mais relativement réduites et en particulier, sans aucune activité spermatogénétique ; la lumière n'en est souvent pas visible. Dans certains cas, elle peut encore renfermer quelques cellules germinales (de 1 à 5 par coupes transversales) qui se colorent uniformément et parfois, quelques spermatozoïdes. La paroi des utricules est fripée ; L'ensemble est surtout occupé par l'assise bordante qui remplit pratiquement tout le diamètre des urnes testiculaires. Chez les plus petits parmi ces animaux, les utricules testiculaires peuvent parfois encore atteindre de 50 à 100 μ de diamètre. Pour des tailles supérieures, les utricules se réduiront encore et n'atteindront plus souvent que 20 à 30 μ de diamètre. Le canal défèrent se perd dans

.../...

la masse adipeuse sternale, à présent bien développée. Souvent il n'apparaît que sous forme d'un mince tractus cellulaire. Quelquefois une étroite lumière est encore discernable, avec de très rares spermatozoides à l'intérieur. Il n'y a plus de vésicule séminale distincte et les noyaux dégénérés de l'assise pariétale sont souvent à l'intérieur du canal.

Dans la partie ovarienne des gonades, la vitellogénèse est intense ; elle reprend également, comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), chez les individus en phase sexuelle femelle qui ont pondu. Il en est de même de l'ovogénèse. Mais si l'individu a pondu depuis peu, les ovocytes sont encore sur un seul rang ; toutefois, ils peuvent alors mesurer de 100 à 180 μ de diamètre environ.

Notons également que chez la plupart de ces individus, dans le "para-ovarique" quand il est discernable, on observe uniquement de gros grains d'excrétion et quelques gros noyaux dégénérés de l'assise pariétale ; En particulier, il n'y a pas de spermatozoides.

- Individus de 17 à 29 millimètres de longueur totale :

Nous avons précisé que ces individus, qui conservent l'aspect général typique des individus en phase femelle, présentent un affaiblissement, par rapport au stade précédent, du taux de croissance en largeur.

Corrélativement la partie mâle des gonades, qui a continué à involuer, est à présent pratiquement inexistante. En particulier, les utricules testiculaires, déjà très dégénérés chez les animaux au stade précédent, ne sont plus discernables. Le canal défèrent est également extrêmement réduit ; La lumière n'est pas visible et il est réduit à un mince filet, qui disparaît rapidement dans le tissu adipeux à présent très abondant.

Le développement ovarien est identique à celui des parasites au stade précédent.

.../...

Chez Meinertia parallela (Otto) (comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards)), l'étude de l'accroissement en largeur, et de l'évolution des appareils génitaux au cours du développement postlarvaire, permet de préciser l'existence de cinq stades successifs distincts, correspondant respectivement :

à une puberté mâle, une prolongation de la puberté mâle, un stade de transition, une puberté femelle et une prolongation de la puberté femelle. Ces résultats sont également corroborés par les observations résultant d'une étude de la croissance en longueur des endopodites des pléopodes de la deuxième paire, ainsi que de l'évolution des appendix masculina.

8) - Croissance en longueur des endopodites des pléopodes II :

Comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), la croissance de ces appendices obéit à des lois distinctes et successives qui sont à rapprocher de celles concernant la croissance en largeur. Mais l'évolution en taille des endopodites des pléopodes II n'est pas suivie de variations profondes, comme c'est le cas chez certains autres Cymotho-adiens. A ce point de vue, les observations sont sensiblement identiques à celles concernant l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards). En effet, ces modifications interviennent mais sont très précoces et en particulier, elles sont terminées dès que débute la phase sexuelle mâle ; elles rendent donc très bien compte également de la perte très rapide, chez les parasites "Buccaux", des facultés de nage.

Chez ces parasites, au stade Pullus secundus, les individus possèdent également sur le basipodite des pléopodes, et en particulier sur ceux de la deuxième paire, une rangée de quatre rétinacles d'accrochage des pléopodes symétriques ; les deux lames distales (endopodite et exopodite) portent, sur leur bordure postérieure et jusqu'à la moitié des deux bords latéraux, une rangée de soies longues. Ces formations, qui représentent avant tout des attributs de nage, disparaissent dès avant le début de la phase mâle ; on ne les retrouve ni chez les individus en phase mâle

.../...

ni chez ceux qui parcourent la phase sexuelle femelle. Par conséquent, l'étude des modifications ornementales des endopodites des pléopodes de la deuxième paire ne peut être d'un grand intérêt pour l'éclaircissement du développement postlarvaire chez ce parasite.

Au contraire, comme on pouvait s'y attendre après les résultats obtenus chez Emetha Audouinii (Milne Edwards), l'étude de la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire permet de mettre en évidence une concordance nette entre les résultats ainsi obtenus et ceux résultant d'une étude de la croissance générale en largeur ; ceci tend à confirmer la validité des étapes de croissance ainsi définies.

Comme dans le cas de la croissance en largeur, l'établissement de la courbe de regression correspondant à la croissance relative des endopodites des pléopodes de la deuxième paire rend compte de l'existence, durant l'évolution postlarvaire, de cinq lois successives de croissance définies, en coordonnées logarithmiques, par des segments de droite dont les pentes ont été calculées ainsi que les ordonnées à l'origine ; Chacun est séparé du suivant par un point anguleux et non pas par une discontinuité.

- La première loi de croissance correspond aux animaux dont les tailles sont comprises entre 4 et 7 millimètres pour la longueur totale. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,151$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,032$ et d'équation $Y = 1,151 X - 0,032$. Elle rend compte de l'existence, chez ces animaux, d'une croissance allométrique légèrement majorante, l'endopodite des pléopodes II ayant une croissance relative plus importante que celle concernant la largeur du corps, et une croissance plus rapide que celle concernant la longueur totale.

- La deuxième loi de croissance caractérise le stade suivant, à savoir celui qui correspond aux animaux dont les tailles sont comprises entre

.../...

7 et 10 millimètres. Suivant l'existence, durant le stade précédent, d'une croissance allométrique légèrement majorante, cette nouvelle loi de croissance de l'endopodite des pléopodes II met en évidence l'existence d'une croissance allométrique nettement minorante à laquelle correspond un segment de droite de pente $\alpha = 0,494$, d'indice à l'origine $B = 0,511$, et d'équation $Y = 0,494 X + 0,511$. Par conséquent, par rapport aux animaux du stade précédent, il y a une diminution nette du taux de croissance en longueur de ces appendices, dont la croissance est, à ce moment là, plus lente que la croissance en longueur ; la succession de ces deux premières lois est le reflet assez exact de ce que nous avons remarqué au cours de l'étude de la croissance en largeur.

- Dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), nous avons remarqué que les deux premières lois de croissance des endopodites des pléopodes II (la première correspondant à une allométrie majorante et la suivante à une allométrie minorante) étaient suivies d'une nouvelle loi de croissance distincte, caractérisant les individus au stade de transition ; elle est marquée par une baisse supplémentaire du taux de croissance, l'ensemble étant le reflet assez exact de la succession des lois caractérisant la croissance générale en largeur.

Chez Meinertia parallela (Otto) au contraire, nous avons précisé, durant les trois premiers stades de l'évolution postlarvaire, l'existence de trois lois distinctes de croissance en largeur, mais dont la troisième est marquée par une augmentation du taux de croissance. C'est un résultat homologue que l'on obtient par l'étude de la croissance en longueur des endopodites des pléopodes II. En effet, chez les animaux dont les tailles sont comprises entre 10 et 13 millimètres, la loi de croissance correspondante est représentée, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,926$, d'indice à l'origine $B = 0,064$, et d'équation $Y = 0,926 X + 0,064$; Elle rend compte de l'existence d'une croissance allométrique toujours légèrement minorante, mais dont le taux est cependant nettement supérieur à celui caractérisant les animaux du stade précédent.

.../...

- Nous avons vu qu'un nouveau stade postlarvaire correspond aux parasites dont les tailles sont comprises entre 13 et 17 millimètres. Il est marqué, au point de vue de la croissance générale en largeur, par un accroissement très net du taux de croissance ce qui rend compte, d'une manière satisfaisante, de l'acquisition par ces parasites de la morphologie externe typique de la phase sexuelle femelle. Comme on pouvait s'y attendre, l'existence de cette nouvelle loi de croissance est suivie, au niveau des endopodites des pléopodes de la deuxième paire, par une augmentation également importante du taux de croissance, ce qui se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente

$\alpha = 1,607$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,668$, et d'équation $Y = 1,607 X - 0,668$. Ce stade est par conséquent marqué, à ce point de vue, par l'existence d'une croissance allométrique nettement majorante, qui n'est d'ailleurs pas sans rappeler celle caractérisant la croissance en largeur.

- Chez les parasites, appartenant à l'espèce Meinertia parallela (Otto), dont les tailles sont comprises entre 17 et 29 millimètres, la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites de la deuxième paire de pléopodes est représentée par un segment de droite de pente

$\alpha = 1,247$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,259$, et d'équation $Y = 1,247 X - 0,259$; ceci rend compte de l'existence, chez les animaux à ce stade, d'une croissance allométrique encore majorante mais représentant cependant, par rapport à celle du stade précédent, une baisse du taux de croissance, résultat qui est encore conforme à celui obtenu au cours de l'étude de la croissance générale en largeur.

- o -

Comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), l'examen de l'évolution postlarvaire des parasites appartenant à l'espèce Meinertia parallela (Otto) permet de reconnaître empiriquement l'existen-

.../...

ce d'un certain nombre de stades successifs. L'examen de la croissance générale en largeur et de la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites de la deuxième paire de pléopodes, ainsi que de l'évolution concomitante des appareils génitaux, permet de les préciser d'une manière plus rigoureuse. La correspondance entre les diverses observations effectuées, par ces diverses méthodes, témoigne en faveur de la validité des étapes ainsi définies. L'étude de l'évolution des appendix masculina ne fait d'ailleurs que confirmer les résultats ainsi obtenus.

8) - Evolution des "Appendix masculina" au cours du développement post-larvaire :

L'évolution de ces appendices est sensiblement identique à celle que nous avons rencontrée dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards) et on sait que ce type d'évolution est caractéristique des Cymothoadiens de la catégorie écologique des Cymothoadiens "Buccaux" (TRILLES, 1964).

Dans le cas de l'espèce Meinertia parallela (Otto), les appendix masculina vont rester à l'état rudimentaire jusqu'à la taille de 4 millimètres en ce qui concerne la longueur totale des animaux ; par conséquent, de ce point de vue, l'espèce Meinertia parallela (Otto) ne diffère pas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).

Pour les animaux de tailles supérieures à 4 millimètres, les appendix masculina vont croître régulièrement et nettement jusqu'à la taille de 7 millimètres et les animaux dont les tailles sont comprises entre 4 et 7 millimètres présentent des appendix masculina bien développés.

C'est à partir de la taille de 7 millimètres que ces appendices vont commencer à involuer, phénomène qui s'intensifiera chez les animaux dont les tailles sont supérieures à 10 millimètres ; ceci, en particulier, amènera la disparition de ces formations dès avant le début de la phase sexuelle femelle. Comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Ed-

.../...

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
RELATIVE EN LONGUEUR DES APPENDIX MASCULINA CHEZ MEINERTIA parallela (Otto).

1) - Diagramme de dispersion.

2) - Courbe de regression.

- Abscisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).
- Ordonnées : Les longueurs des appendix masculina (Coordonnées logarithmiques).

• : Phase sexuelle mâle.

■ : Stade de transition.



wards), cette involution est variable en intensité suivant les individus, comme en rend compte le diagramme de dispersion correspondant. De la même façon, l'établissement de la courbe de regression, relative à l'évolution des appendix masculina chez cette espèce, rend bien compte des modalités caractéristiques de ce type d'involution. Deux lois de croissance sont ainsi mises en évidence :

- La première caractérise les individus dont les tailles sont comprises entre 4 et 7 millimètres. Chez ces derniers, la croissance relative des appendix masculina se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,252$ et d'équation $Y = 1,252 X - 0,159$. L'évolution des appendix masculina chez ces animaux est donc caractérisée par une allométrie majorante, plus faible cependant que dans le cas des animaux correspondants de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), mais qui rend bien compte toutefois du stade sexuel parcouru par ces animaux ; la croissance de ces appendices est alors plus rapide que celle de la longueur totale du corps.

- La deuxième étape, correspondant aux animaux dont les tailles sont comprises entre 7 et 10 millimètres, est marquée par un abaissement du taux de croissance relative des appendix masculina ; mais cet abaissement, dans ce cas également, est relativement plus faible que dans le cas des animaux correspondants de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards). Cette diminution du taux de croissance se traduit par l'existence d'un segment de droite de pente $\alpha = 1,045$, d'indice à l'origine $B = 0,058$ et d'équation $Y = 1,045 X + 0,058$.

Chez cette espèce par conséquent, le début de la regression de l'activité sexuelle mâle, observable en particulier au niveau de la partie mâle des gonades, est accompagnée d'un début de regression des appendix masculina.

- Au delà de la taille de 10 millimètres, le processus d'involution

.../...

va s'accentuer, pour amener la disparition totale de ces appendices dès avant le début de la phase sexuelle femelle. L'intensité de cette regression est cependant variable (comme en rend compte le diagramme de dispersion correspondant) suivant les individus ; ce qui fait que pour les animaux dont les tailles sont supérieures à 10 millimètres et s'échelonnent entre 10 et 13 millimètres, il n'est plus possible de représenter la regression des appendix masculina par un segment de droite bien défini. La disparition de ces formations est cependant uniforme pour tous les animaux, dès la fin du stade correspondant. L'espèce Meinertia parallela (Otto) ne fait pas exception à la règle que nous avons déjà précisée (TRILLES, 1964) concernant l'évolution des appendix masculina chez les Cymothoadiens "Buccaux".

- o -

Dans le cas de l'espèce Meinertia parallela (Otto), nous pouvons donc indiquer que l'évolution postlarvaire des individus est caractérisée (comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards)) par l'existence de cinq étapes successives dont le déroulement est commandé par l'existence même d'un hermaphroditisme protérandrique. Parmi ces stades successifs, deux (les deux premiers, auxquels correspondent respectivement les animaux dont les tailles s'échelonnent entre 4 et 7 millimètres et entre 7 et 10 millimètres) sont à tendance sexuelle mâle ; Les deux derniers (correspondant aux individus dont les tailles sont comprises respectivement entre 13 et 17 millimètres et entre 17 et 29 millimètres) sont à tendance sexuelle femelle ; entre les deux se situe une étape correspondant à une inversion de l'orientation sexuelle et à laquelle correspondent les parasites dont les tailles sont comprises entre 10 et 13 millimètres.

c) - MEINERTIA oestroides (Risso).

Comme dans les deux cas précédents, l'examen d'animaux en cours d'é-

.../...

volution sexuelle permet, à priori, de se rendre compte de l'existence de variations morphologiques permettant de caractériser plusieurs étapes successives. Chez cette espèce (comme pour Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto)), l'étude de la croissance en largeur, associée à l'étude de l'évolution physiologique des animaux, permet de préciser les différents stades.

Par contre, l'étude de l'évolution des endopodites des pléopodes de la deuxième paire ne peut fournir de renseignements très utiles ; En effet :

- D'une part ces parasites, même durant la phase sexuelle mâle, ne possèdent pas d'appendix masculina, dépendant des endopodites des pléopodes de la deuxième paire.

- D'autre part, les parties foliacées des endopodites des pléopodes de la deuxième paire ne suivent pas une évolution aussi régulière, et aussi conforme à l'évolution générale de l'espèce, que chez les deux parasites déjà étudiés. Au cours de cette évolution, les étapes de croissance, définies d'une manière rigoureuse par l'étude de l'accroissement en largeur et de l'évolution des appareils génitaux, se retrouvent à l'examen de l'évolution de la partie foliacée des endopodites, mais les lois de croissance correspondantes ne sont pas homologues.

α) - Croissance en largeur :

Chez cette espèce, un examen détaillé des animaux, au cours de l'évolution sexuelle, permet déjà de constater l'existence de plusieurs étapes successives que l'on peut déterminer empiriquement, car elles sont accompagnées de variations morphologiques relativement nettes ; On peut reconnaître en effet, au début du développement postlarvaire, l'existence d'animaux dont la forme va s'affiner légèrement au cours du développement. Ces individus que l'on peut déterminer déjà à priori, par comparaison avec les résultats obtenus chez les deux autres espèces précédentes, comme appartenant à la phase sexuelle mâle, sont relativement globuleux.

.../...

Une deuxième phase est également très reconnaissable et correspond aux individus de tailles beaucoup plus importantes. Ces individus, dont les caractères de reproduction nous permettent d'affirmer qu'ils correspondent à la phase sexuelle femelle, en présentent alors la morphologie typique. Entre ces deux phases sexuelles, les animaux doivent obligatoirement subir une inversion sexuelle ; les individus qui la subissent sont, chez cette espèce, également bien identifiables grâce à l'existence de variations que l'on peut facilement observer : la première est un élargissement plus important du corps par rapport aux animaux de la phase précédente et un allongement des péréionites, leur conférant un aspect qui n'est pas sans rappeler celui des individus en phase sexuelle femelle ; de la même façon, ces animaux montrent conjointement un début d'accumulation important de tissu adipeux, surtout au niveau de la face sternale du corps. Ces animaux présentent, à ce moment là, un aspect intermédiaire entre les individus en phase sexuelle mâle et ceux en phase sexuelle femelle ; Remarquons cependant qu'ils ne présentent pas une asymétrie nette en ce qui concerne la largeur respective des différents péréionites et la courbure dorsale du péréion, caractéristiques de la phase sexuelle femelle.

Comme pour les deux Cymothoadiens déjà étudiés, nous avons essayé de préciser le cycle évolutif de ce parasite, en regroupant les données fournies par l'étude de l'évolution physiologique et celle de certains paramètres caractéristiques. Comme on pouvait s'y attendre, les résultats obtenus sont sensiblement homologues des précédents et mettent en particulier en évidence une évolution assez régulière, qui distingue ces parasites de certains autres Cymothoadiens (comme nous le verrons par la suite).

L'examen du diagramme de dispersion ne permet pas de mettre en évidence des discontinuités de croissance et en particulier, des différences entre les individus isolés et accouplés sur le poisson hôte.

La courbe de regression rend compte d'une manière précise de l'évolution post-larvaire de cette espèce en mettant en évidence l'existence

.../...

de cinq étapes successives, ce qui est conforme aux observations et aux résultats obtenus chez les autres parasites buccaux. Ces cinq étapes successives sont définies, au point de vue de la croissance en largeur, par la succession de cinq segments de droite, reliés entre eux par des points anguleux, et dont les pentes correspondantes, les ordonnées à l'origine et les équations ont été calculées.

- Dans le cas de l'espèce Meinertia oestroides (Risso) et chez les individus dont les longueurs totales sont comprises entre 4 et 6 millimètres environ, l'accroissement en largeur obéit à une loi qui, en coordonnées logarithmiques, se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 1,006$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,396$ et d'équation $Y = 1,006 X - 0,396$; il rend compte de l'existence d'une croissance allométrique quasi isométrique, qui n'est que très légèrement majorante; nous pouvons conclure que chez les individus, la croissance en largeur présente un taux sensiblement équivalent à la croissance en longueur.

Les individus à ce stade, qui présentent la morphologie typique mâle de l'espèce, sont relativement plus globuleux que les animaux correspondants des deux espèces précédentes. L'existence d'une croissance allométrique en largeur définie par un segment de droite de pente $\alpha = 1,006$ ne pourrait rendre compte à elle seule de cette différence. C'est l'existence de ce taux de croissance, associé à une ordonnée à l'origine de valeur $B = -0,396$ qui peut en rendre compte et permettre d'interpréter, en particulier, la différence existant entre Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia oestroides (Risso).

Comparativement aux résultats obtenus chez les deux autres parasites "buccaux" étudiés, nous pouvons admettre, à priori, que ces individus parcourent le stade sexuel que nous avons défini comme correspondant au stade typique de "puberté mâle". Nous verrons que les résultats que l'on peut retirer de l'étude de l'évolution et de l'état physiologique de ces animaux ne font que confirmer cette homologation.

.../...

- Chez les deux espèces précédentes nous avons déjà vu qu'à la suite du stade typique de puberté mâle, on peut mettre en évidence (correspondant toujours à la phase sexuelle mâle) l'existence d'un stade que nous avons désigné sous les termes de "stade de prolongation de la puberté mâle"; par rapport aux précédents, il se caractérise, en particulier, par un abaissement du taux de croissance en largeur.

C'est un stade homologue que l'on observe chez Meinertia oestroides (Risso) et qui correspond aux individus dont les tailles sont comprises entre 6 et 9 millimètres, en ce qui concerne la longueur totale. En effet, l'accroissement en largeur chez ces animaux est représenté par un segment de droite de pente $\alpha = 0,817$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,260$ et d'équation $Y = 0,817 X - 0,260$.

Chez les individus dont les tailles sont comprises entre 6 et 9 millimètres pour la longueur totale, l'évolution de la largeur maximale obéit à une allométrie minorante, ce qui rend compte du fait que durant ce deuxième stade, et tout en conservant l'aspect typique mâle, ces parasites prennent une allure relativement plus affinée. Cependant, ils restent toujours sensiblement globuleux et en particulier, si on les compare aux individus correspondants des deux espèces précédemment étudiées, et surtout aux parasites de l'espèce Meinertia parallela (Otto).

La diminution du taux de croissance, que l'on avait déjà observée chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto), au cours de l'évolution sexuelle mâle et lors du passage du stade typique de puberté au stade suivant de prolongation de la puberté mâle, se retrouve donc également dans le cas de Meinertia oestroides (Risso).

- Une nouvelle loi de croissance correspond aux animaux dont les tailles, supérieures à 9 millimètres, sont comprises entre 9 et 12 millimètres. Chez ces parasites l'accroissement en largeur se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,982$,

.../...

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
RELATIVE EN LARGEUR CHEZ MEINERTIA oestroides (Risso).

1) - Diagramme de dispersion.

2) - Courbe de regression.

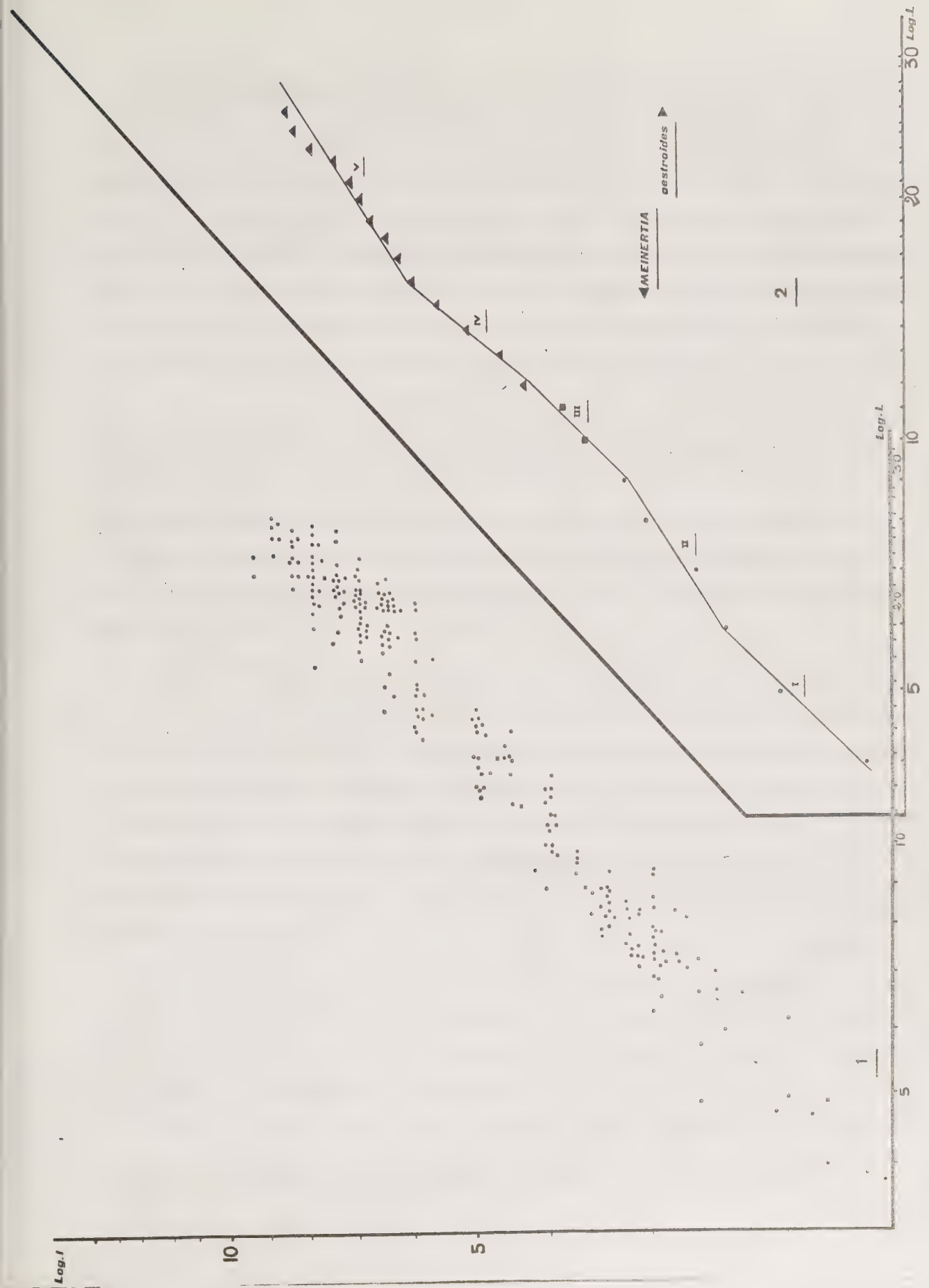
Abscisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

Ordonnées : Les largeurs maximales (Coordonnées logarithmiques).

● : Phase sexuelle mâle.

■ : Stade de transition.

▲ : Phase sexuelle femelle.



d'ordonnée à l'origine $B = -0,418$, et d'équation $Y = 0,982 X - 0,418$; ceci traduit l'existence d'une croissance allométrique très légèrement minorante mais dont le taux, en particulier, est supérieur à celui caractérisant les animaux au stade précédent. Elle rend compte de l'accroissement en largeur des animaux dont l'évolution se caractérise, comme nous l'avons précisé, par une tendance à la féminisation. L'aspect externe des parasites est alors sensiblement intermédiaire entre la phase mâle et la phase femelle. Rappelons, comme nous l'avons déjà précisé, que bien que l'on note une tendance à acquérir les caractères morphologiques femelles, ces individus ne présentent pas encore l'assymétrie en largeur des péréionites, si caractéristique des individus en phase femelle de l'espèce Meinertia oestroides (Risso), ni la courbure thoracique également très nette chez ces individus.

Précisons également que durant les trois premiers stades, l'évolution de l'espèce Meinertia oestroides (Risso) est à rapprocher de celle que nous avons déjà rencontrée chez l'espèce Meinertia parallela (Otto) ; En effet, les lois de croissance correspondantes se succèdent (avec des taux variables cependant) dans le même ordre : Ainsi, le taux de croissance diminue d'intensité au cours du deuxième stade pour augmenter au cours du troisième stade qui prépare donc déjà, en ce qui concerne la largeur du corps, l'aspect femelle typique. Ce phénomène et cette concordance ne sont pas pour surprendre puisqu'il s'agit (malgré certaines différences existant entre ces deux parasites) de deux espèces appartenant au même genre. Au contraire, pour l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), si dans ses grandes lignes l'évolution est en fait analogue à celle des deux autres espèces, l'étude de l'évolution de la croissance en largeur nous permet de remarquer que si durant les trois premiers stades, trois lois distinctes de croissance se succèdent, c'est à chaque fois avec une diminution du taux de croissance : en particulier chez ce parasite, les individus qui parcourent le stade de transition conservent encore une allure relativement élancée, ce qui les rapproche morphologiquement davantage de la phase mâle que dans le cas des deux autres espèces.

- Le segment de droite suivant caractérise la croissance en largeur

.../...

des parasites dont les tailles sont comprises entre 12 et 16 millimètres. L'accroissement en largeur chez ces animaux obéit à une nouvelle loi de croissance qui, en coordonnées logarithmiques, se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 1,137$, d'indice à l'origine $B = -0,587$ et d'équation $Y = 1,137 X - 0,587$; ceci démontre l'existence d'une croissance allométrique moajorante qui rend compte, en particulier, d'un accroissement en largeur des animaux et de l'acquisition de l'aspect femelle. L'acquisition de cette morphologie est donc, dans le cas de cette espèce, également plus progressive que dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).

- Chez les deux Cymothoadiens que nous avons déjà examinés (Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto)), nous avons précisé que l'évolution, durant la phase sexuelle femelle, est caractérisée par la succession de deux stades et qu'en particulier, le passage de l'un à l'autre est marqué par un abaissement du taux de croissance en largeur. C'est un phénomène analogue que nous avons mis en évidence chez Meinertia oestroides (Risso).

Ainsi, pour les animaux qui présentent encore la morphologie typique de la phase femelle, mais dont les tailles sont comprises entre 16 et 26 millimètres, la nouvelle loi de croissance correspondante met en évidence un abaissement net du taux de croissance en largeur ; Il se traduit alors, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,800$, d'indice à l'origine $B = -0,191$, et d'équation $Y = 0,800 X - 0,191$, ce qui rend compte de l'existence d'une allométrie minorante qui s'oppose à l'allométrie majorante du stade précédent.

- o -

Nous retrouvons donc, dans le cas de l'espèce Meinertia oestroides (Risso), et en ce qui concerne l'évolution post-larvaire de ces animaux,

.../...

des caractéristiques sensiblement homologues de celles caractérisant l'évolution des deux espèces précédentes. Cinq étapes se succèdent en particulier, au cours de l'évolution de ce Cymothoadien, étapes qui correspondent aux tailles successives :

- 4 à 6 millimètres.
- 6 à 9 millimètres.
- 9 à 12 millimètres.
- 12 à 16 millimètres.
- 16 à 26 millimètres.

Comme dans le cas des deux autres parasites buccaux que nous avons examinés, ces étapes successives sont accompagnées de certaines évolutions physiologiques particulières, en particulier au niveau des appareils génitaux ; Leur étude nous permet d'attribuer à chacune de ces étapes, sa véritable signification physiologique et biologique.

β) - Evolution des appareils génitaux :

Nous ne ferons que rappeler succinctement et pour mémoire (car sensiblement les mêmes caractéristiques se retrouvent chez les trois espèces buccales étudiées, et ont déjà été précisées) l'évolution précédant le développement postlarvaire chez cette espèce. Deux stades, bien caractéristiques, sont en particulier retenus : le stade Pullus secundus et celui correspondant aux animaux qui ne possèdent encore que des périopodes de la septième paire rudimentaire et repliés sous la face sternale.

- D'abord en ce qui concerne les individus au stade Pullus secundus, les caractéristiques génitales peuvent être résumées de la façon suivante:

Chez ces animaux, les utricules testiculaires, sous forme d'ébauches, sont déjà bien reconnaissables avec les initiales des cellules germinales, serrées les unes contre les autres et en nombre relativement réduit (envi-

.../...

ron de 8 à 16 par coupes transversales). Les noyaux sont généralement très chromatiques et fréquemment uniformément colorables. Il n'y a pas de spermatogénèse, mais les urnes testiculaires peuvent déjà mesurer de 20 à 30 μ de diamètre en moyenne.

On peut déjà reconnaître également la première ébauche de la partie ovarienne de la gonade, très réduite encore. Elle est présente sous forme d'un petit saccule allongé transversalement et ne renfermant, en général, qu'une seule rangée de cellules. Certaines présentent un noyau clair et arrondi et correspondent certainement aux initiales des gonies ; les autres possèdent un noyau très chromatique, ovoïde, et correspondent assurément aux initiales des cellules de soutien ou des cellules folliculeuses. Les cellules à noyau clair peuvent occuper, par rapport aux cellules de la deuxième catégorie, des positions diverses : au centre de l'ébauche ovarienne, entourée de part et d'autre par des cellules à noyau ovoïde ; le long du bord interne de l'ovaire, l'autre partie (externe ou latérale) étant alors occupée par les cellules à noyaux ovoïdes.

A ce stade, l'ébauche ovarienne mesure en moyenne 40 μ environ de largeur et 10 μ d'épaisseur. A l'intérieur on reconnaît, en général, la présence de 1 à 3 cellules à noyau clair et de 8 à 10 cellules à noyau ovoïde. On reconnaît également déjà une ébauche d'oviducte, mais ce dernier n'est pas encore achevé et en particulier, il n'atteint pas la face sternale du cinquième péréionite. Il se présente sous la forme d'une étroite rangée de cellules à noyaux ovoïdes, rappelant les initiales des cellules folliculeuses.

L'ébauche du canal défèrent est également visible. Représenté en coupe transversale par la juxtaposition de 1 à 3 cellules à noyaux très chromophiles, il est très fin et non complètement achevé ; En particulier, il n'atteint pas la face sternale du septième péréionite et se perd ventralement. En moyenne, il peut atteindre de 5 à 12 μ de diamètre.

Comme nous l'avons déjà précisé, l'espèce Meinertia oestroides (Risso)

.../...

ne fait pas exception à la règle que nous avons rencontrée chez tous les Cymothoadiens que nous avons étudiés et qui préside au développement gonadique. Ce dernier est précoce, et dès le stade Pullus secundus en particulier, les initiales des territoires mâles et femelles sont reconnaissables.

- Dans le cas des animaux qui possèdent des péréiopodes de la septième paire à l'état d'ébauche et repliés sous la face sternale, les appareils génitaux internes vont continuer leur développement.

Les utricules testiculaires sont bien visibles ; Ils ont légèrement augmenté de taille puisqu'ils peuvent mesurer de 20 à 50 μ de diamètre environ. La spermatogénèse a débuté, mais elle est encore très peu active. En général, on observe peu de cellules germinales, mais dans la plupart des cas, on peut déjà reconnaître des spermatogonies et des spermatocytes peu nombreux.

Les appendices copulateurs ne sont pas encore visibles ; quant aux appendix masculina, nous savons que cette espèce en est totalement dépourvue.

La partie ovarienne des glandes génitales est encore réduite, mais un peu plus développée que pour le stade précédent, puisqu'elle peut mesurer de 50 à 60 μ de large et de 30 à 40 μ d'épaisseur, au maximum. A l'intérieur, on ne note aucune activité dans la majorité des cas, mais les cellules goniales sont plus nombreuses. Parfois, en particulier en fin d'évolution, on pourra déjà reconnaître la présence de quelques très rares ovocytes.

L'ébauche de l'oviducte, tractus unistratifié, est sensiblement identique à celle des animaux du stade précédent, un peu plus épaisse seulement. L'oviducte n'est pas complètement achevé.

Le canal défèrent est encore réduit et il se perd encore au niveau de la partie sternale du corps. Ce n'est que vers la fin de l'évolution de ces animaux qu'il atteindra l'hypoderme sternal, mais les appendices copulateurs ne seront toujours pas différenciés.

Par conséquent, cette évolution, qui précède le développement ultérieur post-larvaire, est conforme au schéma général ; tout au plus, peut-on indiquer que le développement des gonades durant cette période est légèrement

.../...

retardé chez ce parasite, par rapport en particulier à ce que nous avons observé chez Emetha Audouinii (Milne Edwards). Toutefois, ces animaux, qui présentent un début assez faible de l'activité spermatogénétique mais qui ne peuvent encore fonctionner comme mâle, en particulier du fait de l'absence des appendices copulateurs, correspondent de la même façon au stade de "prépuberté mâle". Cette évolution est suivie (durant le développement postlarvaire) par la succession de cinq étapes distinctes que nous avons définies, mais que l'on peut suivre également au niveau des appareils génitaux.

- Individus de 4 à 6 millimètres de longueur totale :

Dans les utricules testiculaires de ces animaux, l'activité spermatogénétique a débuté. Dans les ampoules testiculaires proximales on observe, en particulier, des spermatides nombreuses, avec entre les cellules germinales de nombreux granules réfringents et mucoïdes. Dans les urnes testiculaires II et III, on remarque généralement de nombreux spermatocytes, des spermatides et des spermatozoïdes ; l'assise pariétale est dans tous les cas bien développée et à ce stade, les urnes testiculaires peuvent mesurer de 90 à 100 μ de diamètre et la couche bordante de 10 à 30 μ en moyenne, avec de nombreux noyaux qui mesurent de 10 à 15 μ environ et qui présentent un nucléole bien visible.

Par contre, la partie ovarienne des gonades est encore réduite, avec quelques ovocytes bien développés (de 1 à 3 par coupes transversales, dans la plupart des cas). Les cellules folliculeuses sont bien visibles et relativement nombreuses. Il n'y a pas encore de vitellogénèse et les ovocytes peuvent atteindre parfois de 15 à 60 μ de diamètre, avec des vésicules germinatives de 30 μ en moyenne.

Le canal défèrent et la vésicule séminale sont bien visibles et renferment des spermatozoïdes. Les appendices copulateurs mâles sont bien développés.

L'oviducte ne présente pas encore de communication avec l'extérieur. En fin d'évolution, il atteint cependant la couche hypodermique sternale. La lumière n'est pas visible en général, sauf en certains endroits et elle est

alors très étroite. Au niveau de la jonction entre l'hypoderme sternal et l'extrémité distale de l'oviducte, la cuticule ventrale du cinquième péréionite présente un enfoncement en direction de l'extrémité de l'oviducte, ébauche du futur orifice.

- Individus de 6 à 9 millimètres de longueur totale :

Chez les plus petits parmi ces animaux, les caractéristiques sont sensiblement celles des animaux évolués du stade précédent.

Chez les individus plus développés, l'activité spermatogénétique paraît souvent se ralentir un peu, mais le processus est assez variable d'un individu à l'autre. Dans la majorité des cas, la paroi des urnes testiculaires est légèrement fripée. Chez certains animaux, les utricules, à leur partie proximale, ne montrent que quelques rares spermatocytes disséminés dans la lumière testiculaire, au milieu de granulations réfringentes. Dans la zone médiane, on note la présence assez fréquente de spermatides en bouquet, assez nombreuses au centre, avec toujours des granulations réfringentes. A ce niveau, les cellules de l'assise pariétale sont souvent très dégénérées. Vers le bas des utricules on observe fréquemment des spermatocytes et des spermatides au niveau d'une zone antérieure, faisant place dans une deuxième zone plus distale, à un amas central de spermatides avec autour des cellules bordantes. Ainsi chez certains individus, vers la fin de leur évolution, on ne remarque pas la présence de spermatozoïdes au niveau des utricules ; chez d'autres, au contraire, dont la spermatogénèse ralentie apparaît cependant un peu plus active, à partir de la zone médiane et vers le bas, on pourra noter encore la présence de nombreux spermatozoïdes.

Quoique généralement fripés, comme nous venons de le voir, les utricules testiculaires peuvent encore mesurer de 100 à 200 μ de diamètre environ.

Chez les parasites qui, à ce stade, ne présentent plus de spermatozoïdes au niveau des urnes testiculaires, dans les déférents paraovariques on observe des granules mucoïdes réfringents, mais pas de spermatozoïdes.

Ceux-ci sont par contre reconnaissables, et en grand nombre, au niveau du paraovarique des animaux qui montrent encore des spermatozoïdes dans les utricules testiculaires. Dans ce dernier cas, ils sont également mêlés à des granules réfringents d'excrétion.

La partie ovarienne des gonades est encore réduite et les ovocytes sont généralement sur une seule rangée. Ils possèdent un gros nucléole bien visible de 15 à 17 μ et peuvent mesurer, pour les plus évolués, de 70 à 90 μ de diamètre. Dans certains cas, de très rares ovocytes montrent un début très faible de l'activité vitellogénétique ; Par contre, certains peuvent présenter (de 1 à 2 par coupe transversale), et comme dans le cas de l'espèce Meinertia parallela (Otto), une vitellogénèse aberrante.

Le canal défèrent est bien développé. Juste au dessous de l'ovaire, il peut mesurer de 20 à 70 μ de diamètre et contenir (suivant les animaux et le stade de ralentissement de la spermatogénèse dans les urnes testiculaires) soit uniquement de grosses boules d'excrétion soit de nombreux spermatozoïdes toujours mêlés à des granulations mucoïdes. La vésicule séminale est toujours remplie de spermatozoïdes ; elle peut encore atteindre de 120 à 200 μ de diamètre. Les appendices copulateurs mâle sont encore bien développés.

A ce stade, l'oviducte est relativement bien développé ; en particulier sa lumière est bien visible. Il fait saillie à l'extérieur par une incisure très fine, à bords rapprochés, à travers la couche cuticulaire sternale du péréionite 5, et à la base des péréiopodes correspondants.

- Individus de 9 à 12 millimètres de longueur totale :

Chez ces animaux, dont les utricules testiculaires sont encore bien visibles, la spermatogénèse est cependant nettement ralentie. Dans les urnes testiculaires, on observe quelques rares spermatocytes et des spermatozoïdes plus nombreuses, arrondies et dont les noyaux sont à chromatine périphérique, et qui paraissent bloquées en début d'évolution. Généralement, au niveau de la zone la plus distale des utricules et en particulier au niveau de la jonction avec le paraovarique, on distingue une bordure relativement

.../...

épaisse, avec des grains d'excrétion dans le cytoplasme des cellules. A ce niveau et dans la lumière centrale, quelques animaux pourront encore présenter de rares spermatozoïdes ou spermatocytes. Chez ces parasites, au niveau du paraovarique, il n'y a pas en général de spermatozoïdes.

Dans l'ovaire des individus à ce stade la vitellogénèse est active, importante dans la majorité des cas, et les ovocytes les plus évolués peuvent mesurer de 100 à 300 μ pour le plus grand diamètre.

Au dessous de la partie ovarienne des gonades, le canal défèrent pourra présenter les mêmes caractéristiques que chez les animaux précédents, renfermant soit quelques rares spermatozoïdes, qui n'occupent pas toute la lumière du canal, plus des grains mucoides réfringents, soit uniquement ces derniers. La vésicule séminale est encore remplie de spermatozoïdes ; le canal défèrent fait encore saillie à l'extérieur et les appendices copulateurs mâles sont présents.

L'oviducte est bien développé et il débouche à l'extérieur, comme chez les animaux du stade précédent.

Notons également, comme pour les individus correspondants des deux espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Ott), qu'à partir de ce stade l'accumulation de tissu adipeux devient très nette, en particulier au niveau de la face sternale du corps.

- Individus de 12 à 16 millimètres de longueur totale :

Ces animaux ont acquis la morphologie typique de la phase sexuelle femelle et ont subi une évolution physiologique correspondante. C'est en particulier à partir de ce stade que les premiers individus au stade femelle ovigère vont faire leur apparition; les plus petits que nous avons pu récolter mesuraient de 14 à 15 millimètres pour la longueur totale.

En ce qui concerne l'évolution de la partie mâle des gonades, elle se signale par une involution très poussée, ce qui n'est pas pour surprendre chez des animaux en phase sexuelle femelle. Les utricules testiculaires présentent une paroi très fripée, avec à l'intérieur, quelques rares cellules seulement et qui se colorent uniformément, avec en plus des grains mucoïdes

réfringents. Ils peuvent cependant mesurer encore de 30 à 100 μ de diamètre, en coupe transversale. L'assise pariétale n'est plus visible.

La vésicule séminale n'est plus nettement distincte. On remarque cependant, en général, la présence de rares spermatozoïdes avec des granules d'excrétion, au niveau de la partie postérieure du canal défèrent. Il est un peu plus large à ce niveau (pouvant atteindre de 20 à 40 μ de diamètre) et il s'agit certainement des restes de la différenciation en vésicule séminale. Le canal défèrent se perd ensuite dans la masse adipeuse ventrale. En ce qui concerne le développement de la partie ovarienne, nous indiquons qu'il correspond à ce que nous avons déjà précisé dans le cas des deux espèces précédentes et en particulier, pour ce qui concerne les cycles de ponte^{et} de vitellogénèse.

- Individus de 16 à 26 millimètres de longueur totale :

Ces individus correspondent également à la phase sexuelle femelle, mais ils sont en particulier caractérisés, par rapport aux animaux du stade précédent, par un abaissement du taux de croissance en largeur. Corrélativement, on note une poursuite de l'évolution régressive de la partie testiculaire des gonades. En effet, chez les plus petits parmi ces individus, les urnes testiculaires peuvent être encore parfois visibles, mais elles sont alors très réduites et peuvent mesurer de 15 à 70 μ de diamètre, dans les cas les plus favorables. A leur intérieur, on n'observe plus en général de cellules germinales. Le canal défèrent se perd dans la masse adipeuse ventrale. A son extrémité distale on remarque, dans certains cas, la présence de quelques rares spermatozoïdes, plus de nombreux granules mucoïdes (grains relativement gros ou poussière de petites granulations). Ailleurs, le canal défèrent est mince, de taille sensiblement équivalente à celle du canal défèrent des animaux précédents puisqu'il peut mesurer encore de 20 à 30 μ de diamètre ; en particulier, sa lumière est peu ou pas visible et sans spermatozoïdes.

Chez les animaux plus âgés, les urnes testiculaires ne sont plus visibles et le canal défèrent se perd au niveau du tissu adipeux sternal qui l'entoure complètement.

.../...

En ce qui concerne le développement ovarien, les cycles de ponte et de vitellogénèse se poursuivent avec sensiblement les mêmes caractéristiques qu'au stade précédent. Après une ponte récente, et comme dans le cas des individus en phase femelle des deux espèces précédentes, on constate que la vitellogénèse reprend dans l'ovaire ; mais au début, elle est encore faible et les ovocytes sont en général sur une seule rangée. Les plus évolués se localisent sur le bord interne des organes et ils peuvent mesurer 50 μ de diamètre, au début du développement. Chez un individu en phase femelle qui vient de pondre, la partie ovarienne des gonades s'étend en largeur, et, en moyenne, sur 250 à 300 μ . La paroi est très fripée, caractère très général des ovaires après une ponte récente.

- o -

Par conséquent, comme dans le cas des deux Cymothoadiens précédents (Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto)), l'évolution postlarvaire des parasites appartenant à l'espèce Meinertia oestroides (Risso) est caractérisée par la succession de cinq étapes distinctes dont l'existence est conditionnée par la présence d'un hermaphroditisme protérandrique. Ces stades sont homologables à ceux que nous avons définis pour les deux espèces précitées et en particulier, l'étude du développement physiologique concomitant nous permet de leur attribuer la même signification biologique et physiologique : stade typique de "puberté mâle, stade de "prolongation de la puberté mâle", stade de "passage de la phase mâle à la phase femelle", stade typique de "puberté femelle et stade de "prolongation de la puberté femelle".

7) - Croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire :

Chez les deux Cymothoadiens précédents, Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto), l'examen de l'évolution des

.../...

appendix masculina d'une part, de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire d'autre part, nous a permis de retrouver et par là même de témoigner de l'existence réelle des étapes qui ont été définies par l'étude de l'accroissement en largeur et de l'évolution des appareils génitaux. Il n'en est plus de même dans le cas de l'espèce Meinertia oestroides (Risso) ; En effet chez cette espèce, les appendix masculina ne sont jamais présents et en particulier, chez les individus en phase sexuelle mâle.

Il était toutefois possible de comparer les résultats obtenus précédemment à ceux que l'on pouvait retirer d'une étude de la croissance en longueur de la partie foliacée (la seule existante, chez cette espèce) des endopodites des pléopodes de la deuxième paire.

Chez Meinertia oestroides (Risso), en ce qui concerne les variations ornementales des pléopodes et en particulier ceux de la deuxième paire, nous sommes amenés (ce qui n'est pas pour surprendre chez des espèces et des genres voisins) à apporter les mêmes indications que pour les deux parasites précédents ; A savoir que la regression concernant les processus ornementaux des pléopodes chez cette espèce (en particulier les attributs de nage) est très précoce. En effet, si les pléopodes des individus au stade Pullus secundus présentent, sur le bord interne des basipodites, cinq rétinacles d'accrochage des pléopodes symétriques permettant la synchronisation des battements pendant la nage, et sur les deux rames (endopodites et exopodites) une bordure de soies bien développées, ces attributs disparaissent avant le début de la phase sexuelle femelle. La perte très précoce de ces formations rend très bien compte de la perte concomitante des possibilités de nage chez ces animaux.

Dans le cas de l'étude de l'évolution en taille des endopodites, les résultats obtenus correspondent à peu près à ceux concernant les deux espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto) ; mais ils en diffèrent sensiblement dans le détail. L'évolution de ces appendices est déjà différente chez ces trois parasites du fait de l'absence, chez Meinertia oestroides (Risso), des appendix masculina ; elle l'est également dans le cas de la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites et on peut peut-être supposer que les deux phénomènes sont liés.

L'établissement de la courbe de regression correspondante met en évidence la succession de cinq lois de croissance définies, en coordonnées logarithmiques, par des segments de droite dont les pentes ont été calculées, ainsi que les ordonnées à l'origine ; Chacun est séparé du suivant par un point anguleux et non par une discontinuité.

- La première loi de croissance correspond aux parasites dont les tailles sont comprises entre 4 et 6 millimètres et qui parcourent le stade typique de "puberté mâle". Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,381$, d'indice à l'origine $B = -0,240$ et d'équation $Y = 1,381 X - 0,240$, ce qui rend compte de l'existence d'une allométrie nettement majorante ; A ce moment là, l'endopodite des pléopodes de la deuxième paire présente une croissance plus rapide que celle de la longueur totale du corps, et une croissance relative plus importante que celle de la largeur maximale du péréion.

- Chez les animaux du stade suivant, c'est à dire dont les tailles sont comprises entre 6 et 9 millimètres et qui parcourent le stade défini comme correspondant à une prolongation de la puberté mâle, le taux de croissance en longueur des endopodites des pléopodes II marque un brusque abaissement. Le segment de droite correspondant est caractérisé par une pente $\alpha = 0,910$, une ordonnée à l'origine $B = 0,145$, et une équation $Y = 0,910 X + 0,145$. Par conséquent, à ces parasites et dans le cas étudié, correspond à présent une croissance allométrique légèrement minorante ; Le passage du stade typique de puberté mâle au stade suivant de prolongation de la puberté mâle est en particulier accompagné d'un net abaissement du taux de croissance en longueur des endopodites des pléopodes de la deuxième paire.

- L'étude de l'accroissement de la largeur maximale du corps, au cours de l'évolution de l'espèce Meinertia oestroides (Risso), nous a permis de mettre en évidence, au cours des trois premiers stades (puberté mâle, prolongation de la puberté mâle et stade de transition), la succession de trois lois distinctes de croissance ; la deuxième correspond à un abaissement du taux de croissance et la troisième est marquée par rapport à la

.../...

seconde, par une augmentation de ce taux.

Ce sont des résultats sensiblement analogues qui résultent de l'étude de la croissance en longueur des endopodites des pléopodes II ; En effet, chez les animaux dont les tailles sont comprises entre 9 et 12 millimètres, on met en évidence une nouvelle loi de croissance correspondant à une augmentation du taux de croissance. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,183$, d'indice à l'origine $B = 0,255$, et d'équation $Y = 1,183 X + 0,255$; ceci rend compte de l'existence d'une croissance allométrique majorante qui s'oppose en particulier à l'allométrie minorante du stade précédent.

Pendant les trois premières étapes de l'évolution de l'espèce Meinertia oestroides (Risso), les résultats obtenus sont conformes au schéma général, dont l'existence a été également constatée chez les deux autres espèces buccales examinées. Il y a concordance entre les différentes croissances étudiées ; il n'en est plus de même dès le début de la phase sexuelle femelle, à laquelle correspondent les deux dernières étapes.

- L'étape suivante correspond en effet aux animaux dont les tailles sont comprises entre 12 et 16 millimètres et par conséquent, au stade typique de puberté femelle.

Dans le cas de l'accroissement en largeur, nous avons précisé que cette étape était marquée par une augmentation du taux de croissance, par rapport à celui des animaux du stade précédent. Au contraire, en ce qui concerne la croissance en longueur des endopodites des pléopodes de la deuxième paire, la nouvelle loi de croissance correspondante est marquée par un abaissement net du taux de croissance. En coordonnées logarithmiques, cette nouvelle loi se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 0,725$, d'ordonnée à l'origine $B = 0,378$, et d'équation $Y = 0,725 X + 0,378$; elle rend compte de l'existence d'une croissance allométrique nettement minorante, qui s'oppose particulièrement à la croissance allométrique majorante du stade précédent.

.../...

- La dernière étape correspond à la fin de l'évolution sexuelle femelle et au stade que nous avons défini sous les termes de "stade de prolongation de la puberté femelle". Elle caractérise les parasites dont les tailles sont comprises entre 16 et 26 millimètres.

La croissance en longueur des endopodites des pléopodes de la deuxième paire se traduit alors, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,221$, d'indice à l'origine $B = -0,212$, et d'équation $Y = 1,221 X - 0,212$; il rend compte de l'existence, chez ces parasites, d'une croissance allométrique à nouveau majorante.

- o -

Par conséquent, durant les trois premières étapes de l'évolution postlarvaire de l'espèce Meinertia oestroides (Risso), les modalités de la croissance des deux paramètres retenus sont sensiblement homologues (les étapes se succèdent dans le même ordre et avec les mêmes caractéristiques en ce qui concerne, en particulier, les taux de croissance relative). Mais il n'en est plus de même au cours des deux dernières étapes ; en effet, si leurs distinctions et les limites sont toujours les mêmes dans un cas comme dans l'autre, la croissance est distincte suivant que l'on s'adresse à la largeur maximale du corps ou à l'endopodite de la deuxième paire de pléopodes ; Les taux de croissance ne se succèdent pas dans le même ordre. Ainsi dans le premier cas, celui de la croissance en largeur, le stade de puberté femelle se caractérise, par rapport au stade précédent "de transition", par une augmentation du taux de croissance, et le stade suivant de prolongation de la puberté femelle, par une diminution ; Au contraire, dans le cas de la croissance en longueur des endopodites des pléopodes de la deuxième paire, le stade de puberté femelle est marqué, par rapport au stade précédent "de transition", par une diminution importante du taux de croissance ; Celui-ci augmentera à nouveau durant le stade de prolongation

.../...

de la puberté femelle.

- o -

En résumé, nous pouvons donc indiquer que chez les trois parasites buccaux retenus, cinq étapes peuvent être définies au cours de l'évolution postlarvaire, étapes dont l'existence est conditionnée par la présence d'un hermaphrodisme protérandrique. Toutefois, les modalités de détail sont souvent caractéristiques de l'espèce ainsi considérée ; c'est en particulier le cas pour la succession des taux de croissance correspondants : L'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards) se distingue des deux autres parasites par un abaissement du taux de croissance en largeur durant l'étape de transition ; L'espèce Meinertia oestroides (Risso) se distingue des deux autres, d'une part par l'absence totale d'appendix masculina (même durant la phase sexuelle mâle), mais également par une évolution particulière au cours de la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire.

Quoiqu'il en soit, chez ces trois espèces et il en est certainement de même pour l'ensemble des Cymothoadiens "buccaux", l'évolution postlarvaire offre des caractéristiques générales homologues. En particulier, on distingue cinq étapes successives, deux correspondant à la phase sexuelle mâle, deux à la phase sexuelle femelle, et une étape intermédiaire de passage de la phase mâle à la phase femelle.

---- o ----

2) - Parasites "Branchiaux" :

- MOTHOCYA epimerica Costa :

Avec l'espèce Mothocya epimerica Costa, nous changeons de catégorie écologique, puisque cette espèce appartient à la catégorie écologique des parasites "branchiaux".

Du fait même de l'existence de caractéristiques biologiques distinguant ce parasite des précédents, de nouvelles données permettent de se rendre compte empiriquement des modalités de l'évolution postlarvaire de ces Cymothoadiens. Ces nouveaux critères sont en particulier conditionnés par la différence (déjà mise en évidence) de stabilité dans les fixations.

Ainsi, au cours de l'évolution postlarvaire de cette espèce, on peut se rendre compte à priori d'un certain nombre d'évolutions concomitantes dans la morphologie générale du corps, des appendices ou même des processus ornementaux ; les modalités en sont plus complexes que dans le cas des Cymothoadiens buccaux. En effet, par exemple, on peut noter des modifications dans la pigmentation des individus : ceux qui parcourent la phase sexuelle mâle, sont de couleur noirâtre ou brune, à pigmentation très accusée ; au contraire, durant la phase sexuelle femelle, les individus sont de couleur blanchâtre. D'autres variations intéressent les appendices et l'ornementation ; nous les envisagerons par la suite.

Une variation est particulièrement caractéristique de l'espèce et des parasites qui appartiennent aux genres voisins : il s'agit de l'assymétrie du corps, déjà signalée à maintes reprises ; celle-ci permet d'évaluer, à priori, le stade d'évolution sexuelle des individus, comme elle permet de rendre compte de leur stabilité dans les fixations. Rappelons que les individus en phase sexuelle femelle présentent toujours une assymétrie plus ou moins accusée du corps (à torsion dextre ou senestre) et qui est directement

.../...

fonction de l'orientation de la cavité branchiale abritant le parasite.

Ces deux caractéristiques intéressant la morphologie d'ensemble (pigmentation et assymétrie corporelle), permettant de distinguer les deux phases sexuelles mâle et femelle, ne sont pas suffisantes pour pouvoir préciser les modalités d'évolution de ce parasite. Elles permettent tout au plus de remarquer que le passage de l'une à l'autre de ces catégories (animaux symétriques et très pigmentés, animaux assymétriques et non pigmentés) est une transition brusque et très nette, intervenant en une seule mue.

Par conséquent, pour préciser l'évolution de cette espèce, nous avons employé les mêmes critères que ceux qui ont été retenues pour les parasites "buccaux" : l'étude de la croissance relative en largeur, celle de l'évolution des appareils génitaux, des appendix masculina et de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire.

a) - Croissance en largeur :

Du fait même de la faiblesse de la taille spécifique de cette espèce, il est très difficile de déterminer empiriquement les diverses étapes caractérisant la croissance de la largeur maximale du corps. Par contre, une étude biométrique apporte des résultats très intéressants :

Ainsi, l'établissement du diagramme de dispersion correspondant, dans lequel nous avons distingué les individus symétriques et à pigmentation très nette des individus pratiquement dépourvus de pigmentation et assymétriques, nous permet déjà de remarquer que les points représentatifs de ces deux catégories d'individus se répartissent en deux nuages distincts séparés par une discontinuité importante. Dès à présent, nous pouvons donc indiquer que le passage de l'une à l'autre de ces deux catégories s'effectue en une seule mue ; D'autre part, il est permis de penser que cette dernière correspond, physiologiquement, à l'inversion du sexe. Chez ce parasite, la croissance est donc moins progressive que dans le cas des Cymothoadiens buccaux examinés ; En particulier, le changement de sexe est moins graduel. Le diagramme de dispersion rend compte également

.../...

des observations empiriques concernant l'absence, chez Mothocya epimerica Costa, d'un stade de transition bien défini.

La construction de la courbe de regression correspondante nous permet de préciser les modalités de l'évolution postlarvaire de ce parasite sur un cas particulier, celui de la croissance en largeur ; mais, comme nous le verrons, les étapes ainsi définies, et que l'on peut mettre en évidence à partir d'autres critères, correspondent bien à une réalité physiologique.

La courbe de regression ainsi obtenue nous permet de démontrer l'existence de 4 étapes distinctes au cours de l'évolution de ces animaux, étapes traduites, en coordonnées logarithmiques, par des segments de droite numérotés de I à IV et dont les pentes et les indices à l'origine ont été calculés.

Ces quatre segments de droite sont séparés en deux ensembles (Segments I et II d'une part, segments III et IV d'autre part), par une discontinuité importante qui correspond à l'inversion sexuelle. Les deux segments de droite I et II concernent les individus présentant une pigmentation très nette et qui sont symétriques ; les deux segments III et IV correspondent aux individus assymétriques et pratiquement sans aucune pigmentation.

- Individus symétriques et à caractère pigmentaire net :

- Chez Mothocya epimerica Costa et dans le cas des individus à corps symétrique et nettement pigmentés dont les tailles sont comprises entre 3 et 5 millimètres, la croissance de la largeur maximale du corps obéit à une loi de croissance qui, en coordonnées logarithmiques, se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 0,973$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,419$, et d'équation $Y = 0,973 X - 0,419$. Ceci rend compte de l'existence d'une croissance allométrique très légèrement minorante, la largeur maximale ayant une croissance un peu plus faible que la longueur totale.

Ces animaux présentent la morphologie générale externe typique de la phase sexuelle mâle.

.../...

- La loi de croissance suivante (correspondant au segment de droite II) intéresse les animaux dont les tailles sont comprises entre 5 et 9 millimètres pour la longueur totale ; les caractères de pigmentation et de symétrie sont sensiblement identiques à ceux des animaux précédents. Cette nouvelle loi de croissance est marquée par un abaissement du taux de croissance en largeur. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,704$, d'indice à l'origine $B = -0,253$, et d'équation $Y = 0,704 X - 0,253$, ce qui rend compte de l'existence d'une croissance allométrique minorante, plus faible que dans le cas précédent.

A ce stade, les animaux conservent encore une morphologie générale typique de la phase sexuelle mâle.

- Individus assymétriques et à caractère pigmentaire pratiquement inexistant :

- La troisième loi de croissance correspond aux animaux dont les tailles sont comprises entre 4 et 6 millimètres. Ces individus diffèrent alors des précédents car ils présentent déjà les caractéristiques de la phase sexuelle femelle (pratiquement pas de pigmentation et assymétrie dextre ou senestre, plus ou moins accusée, du corps).

En coordonnées logarithmiques, cette loi de croissance se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 0,804$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,193$, et d'équation $Y = 0,804 X - 0,193$; Chez ces animaux, l'accroissement en largeur est encore faible, représenté par une croissance allométrique nettement minorante ; le segment de droite correspondant est cependant séparé des précédents par une discontinuité importante, ce qui rend compte de l'existence d'un accroissement réel et brusque en largeur.

- La dernière loi de croissance concerne les parasites dont les tailles sont comprises entre 6 et 11 millimètres et qui présentent encore la morphologie typique de la phase sexuelle femelle. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,042$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,375$, et d'équation $Y = 1,042 X - 0,375$, ce

.../...

qui démontre l'existence d'une croissance allométrique légèrement majorante, qui s'oppose à la croissance minorante du stade précédent.

- o -

Nous nous trouvons chez Mothocya epimerica Costa, en présence d'un cas sensiblement distinct de celui concernant les parasites buccaux précédemment étudiés. Chez ces derniers, nous avons vu que cinq étapes distinctes se succèdent normalement, et sans discontinuité évidente, au cours du développement ; les deux premières correspondant ensembles à la phase sexuelle mâle (puberté et prolongation de la puberté mâle), les deux dernières correspondant à la phase sexuelle femelle (puberté et prolongation de la puberté femelle) ; entre les deux phases, se situe une étape distincte qui correspond à l'étape de transition de l'état sexuel mâle à l'état sexuel femelle. Chez Mothocya epimerica Costa, les résultats obtenus sont nettement différents, quoique l'évolution postlarvaire de ces animaux soit toujours conditionnée par l'existence d'un hermaphroditisme protérandrique ; seulement quatre étapes distinctes peuvent se succéder au cours de l'évolution postlarvaire de la plupart des individus, étapes dont les limites ont été définies et qui correspondent respectivement aux tailles et aux caractères morphologiques généraux suivants :

- 3 à 5 millimètres	{	Morphologie typique mâle
- 5 à 9 millimètres		pigmentation nette et corps symétrique
- 4 à 6 millimètres	{	Morphologie typique femelle.
- 6 à 11 millimètres		Pigmentation pratiquement inexistante et corps assymétrique.

En comparant les résultats obtenus chez les trois parasites buccaux étudiés, à ceux concernant l'espèce Mothocya epimerica Costa,

.../...

on peut par conséquent se rendre compte de la disparition, dans le dernier cas, de l'une des étapes de croissance, qui à priori paraît correspondre à l'étape de passage de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle. C'est l'étude de l'évolution des appareils génitaux qui, nous permettant d'attribuer à chacune des quatre étapes ainsi définies sa véritable signification physiologique, nous permet de témoigner en faveur de cette hypothèse.

b) - Evolution des appareils génitaux :

Chez cette espèce, comme dans le cas des Cymothoadiens précédemment étudiés, l'évolution postlarvaire est précédée par plusieurs stades larvaires, en particulier les stades Pullus primus et secundus, et ensuite le stade durant lequel les individus ne possèdent que les péréiopodes de la septième paire à l'état rudimentaire et repliés sous la face sternale du corps. Rappelons que cette période de la vie de ce Cymothoadien est marquée, comme chez tous ceux que nous avons examinés, par une différenciation précoce des appareils génitaux internes. Par contre, à partir du stade Pullus secundus, nous avons remarqué que l'évolution ultérieure des gonades, jusqu'au stade qui précède le passage à l'évolution postlarvaire, est bien moins rapide que dans le cas des espèces précédentes.

En effet, chez la plupart des individus qui ne possèdent pas encore les péréiopodes de la septième paire à l'état complètement différencié (mais repliés sous la face sternale du corps), dans les gonades, au sein desquelles une ségrégation est bien visible entre partie ovarienne et utricules testiculaires, les cellules germinales sont encore toutes semblables. Les utricules peuvent mesurer de 40 à 80 μ pour le plus grand diamètre, sur 10 à 40 μ de large ; en coupes transversales, ils sont en effet ovoïdes. En section et dans la zone moyenne on observe, en général, une trentaine de cellules germinales avec des noyaux de 8 à 10 μ . La partie ovarienne des gonades, en coupe transversale de forme circulaire ou quadrangulaire, mesure 50 μ de diamètre en moyenne, avec également une trentaine de cellules sensiblement identiques aux précédentes. Les conduits génitaux ne sont pas encore complètement formés. Les gonades se prolongent, vers la partie postérieure

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
RELATIVE EN LARGEUR CHEZ MOTHOCYA epimerica Costa.

1) - Diagramme de dispersion.

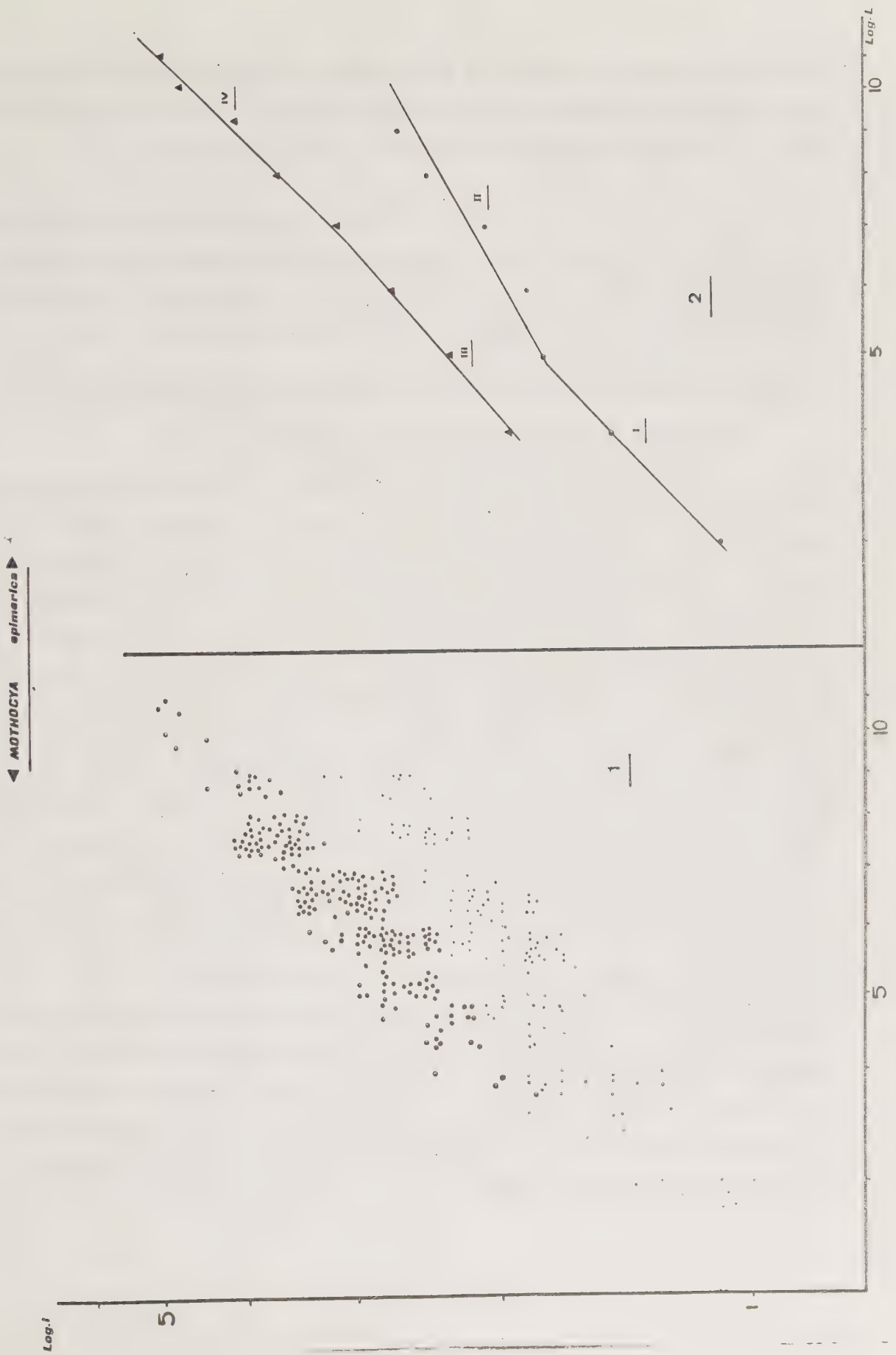
2) - Courbe de regression.

Abscisses : les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

Ordonnées : les largeurs maximales (Coordonnées logarithmiques).

● : Phase sexuelle mâle.

▲ : Phase sexuelle femelle.



du péréion, par une ébauche de canal défèrent qui se perd dans la masse adipo-conjonctive ventrale, à peu près au niveau du début du coeur dorsal. L'oviducte est également encore à l'état d'ébauche.

Chez cette espèce, la différenciation complète des glandes génitales, dont cependant les territoires distincts (mâle et femelle) sont précocement reconnaissables, est relativement tardive puisqu'elle ne deviendra en fait effective qu'au début de l'évolution postlarvaire.

- Animaux à morphologie externe mâle, symétriques et pigmentés :

... - Individus de 3 à 5 millimètres de longueur totale :

... Chez les plus petits parmi ces animaux et pour certains dont les tailles avoisinent 3 millimètres pour la longueur totale, la spermatogénèse a débuté, mais elle n'est pas encore à son maximum. Cependant, les utricules testiculaires peuvent déjà être relativement importants, ovoïdes, et atteindre souvent 200 μ de large sur 100 μ d'épaisseur. Chez de tels animaux où la spermatogénèse ne fait que débiter, on n'observe que quelques rares bouquets de spermatozoïdes, dans les urnes testiculaires, au milieu de cellules germinales. Le défèrent paraovarique ne contient également que des spermatozoïdes en petit nombre. Le canal défèrent n'a pas encore atteint son complet développement. Au niveau du "canal défèrent antérieur", on observe quelques spermatozoïdes et des grains d'excrétion ; par contre il n'y a pas encore, chez ces individus, de vésicule séminale bien définie et peu de spermatozoïdes à ce niveau. Le canal défèrent peut cependant mesurer de 40 à 60 μ de diamètre, avec une assise pariétale relativement importante de 8 à 15 μ d'épaisseur. Chez ces parasites, les spermatozoïdes sont également très rares au niveau de la partie distale du canal défèrent, qui s'amincit beaucoup à ce niveau. Les apophyses copulatrices ne sont encore qu'à l'état d'ébauche, mais visibles, et le canal défèrent ne paraît pas encore faire saillie à l'extérieur. La partie ovarienne de la gonade est réduite et l'ovogénèse ralentie ; la vitellogénèse est bien sûr.....

.../...

inexistante. L'ovaire mesure de 50 à 70 μ de large en moyenne, et les quelques ovocytes visibles sont relativement petits, mesurant de 10 à 12 μ en général. L'oviducte n'est qu'à l'état d'ébauche. Ces animaux correspondent donc en fait à des individus en fin de prépuberté mâle et au stade de passage de la prépuberté à la puberté mâle.

- Toutefois, chez Mothocya epimerica Costa, parmi les individus dont les longueurs totales avoisinent 3 millimètres, la plupart sont déjà au stade typique de puberté mâle et la spermatogénèse est alors très active. L'activité physiologique au niveau des urnes testiculaires se traduit en général par les figures suivantes :

Dans les deux utricules proximaux, au niveau de la portion antérieure, on observe en général simplement des spermatozoïdes, plus des noyaux gigantesques au milieu de ces derniers ; ils s'agit de prolongations internes des cellules de l'assise bordante. Les granules réfringents d'excrétion sont également nombreux. Dans la partie moyenne de ces urnes testiculaires, on remarque l'existence d'une lumière dorsale renfermant des spermatozoïdes et également des noyaux gigantesques (de 1 à 2 généralement) ; A ce niveau, l'assise pariétale est bien visible, avec des noyaux plus nombreux mais semblables. C'est au niveau de la bordure ventrale que l'on observe d'importants amas de spermatocytes et de spermatides. A la partie postérieure, dans la lumière des utricules, on observe des amas importants de spermatozoïdes avec quelques noyaux gigantesques, dont certains apparaissent dégénérés et en état de désagrégation. Par contre, à ce niveau, il n'y a plus de bordure à noyaux gigantesques.

Au niveau des deux utricules médians, les images que l'on peut observer sont différentes, témoignant en général d'un retard dans le cycle spermatogénétique par rapport aux utricules antérieurs. A la partie antérieure on ne remarque, dans la majorité des cas, que quelques amas de spermatozoïdes relativement rares, avec de nombreux granules réfringents et quelques noyaux gigantesques dans la lumière des utricules. Plus bas on observe, en particulier au centre des utricules, de nombreuses sper-

matides avec autour la même disposition qu'à la partie antérieure (spermatozoïdes + granules réfringents + noyaux gigantesques) ; Au dessous de cette zone, à côté d'une portion de la lumière testiculaire toujours remplie de spermatozoïdes, on remarque, à la face ventrale, un amas important de spermatocytes et de spermatides avec de nombreux granules d'excrétion. La zone à spermatocyte se situe au dessus de la zone à spermatides. Autour, on remarque toujours la présence de l'assise pariétale bien développée, à noyaux gigantesques. A la partie distale de ces utricules, on n'observe plus que des spermatides.

Les utricules distaux se caractérisent par un retard encore plus évident, en ce qui concerne le cycle de spermatogénèse, par rapport aux utricules proximaux. A leur partie antérieure, on remarque la présence de spermatocytes très lâches dans la lumière utriculaire, avec une assise pariétale à noyaux gigantesques à la périphérie et quelques prolongements à noyaux gigantesques au milieu des spermatocytes. Dans la partie médiane on observe, en général, une vingtaine de spermatocytes en moyenne. Au dessous, la lumière utriculaire est dans la majorité des cas absolument vide, avec uniquement quelques granules réfringents.

La taille des utricules est le plus souvent sensiblement identique à celle des urnes testiculaires des animaux précités. Au niveau du paraovarique et en particulier à la partie postérieure de la portion ovarienne des gonades, l'on observe de nombreux spermatozoïdes avec des granules réfringents et de gros grains d'excrétion. Certains, les plus petits, sont colorables par les colorants acides ; Ils peuvent varier de 2 à 10 μ en général. Chez ces animaux, la vésicule séminale est importante et remplie de spermatozoïdes. Au niveau du "canal défèrent postérieur", il existe également des amas de spermatozoïdes et le canal défèrent fait saillie à l'extérieur ; les appendices copulateurs sont bien développés. La partie ovarienne des gonades est encore réduite ; l'ovogénèse est ralentie et il n'y a pas de vitellogénèse. La partie ovarienne mesure en moyenne de 150 à 180 μ de large et 50 μ d'épaisseur ; les plus gros ovocytes mesurent en moyenne de 20 à 25 μ de diamètre. Chez ces individus, l'oviducte atteint en général la face sternale du corps, mais ne débouche pas encore à l'ex-

térieur, sauf chez les quelques rares animaux qui, dès ce stade, peuvent préparer l'inversion sexuelle. Dans ce dernier cas également, on remarque que la vitellogénèse débute faiblement dans certains ovocytes.

- Au cours de l'évolution ultérieure et chez les animaux de tailles supérieures, le cycle spermatogénétique va se poursuivre normalement. L'ovaire de la même façon va poursuivre son développement, mais toujours aussi faible. Cependant, il augmentera un peu en taille dans la majorité des cas, et en moyenne on pourra noter la présence d'une dizaine d'ovocytes bien visibles par coupes transversales. Il n'y a pas de vitellogénèse dans les cas normaux ne précédant pas immédiatement un changement de sexe et les plus gros ovocytes mesurent 35 μ environ de diamètre. En fin d'évolution, l'oviducte arrivera à faire saillie à l'extérieur par une incisure très fine à travers la couche cuticulaire sternale.

- Individus de 5 à 9 millimètres de longueur totale :

Chez Mothocya epimerica Costa, l'inversion sexuelle peut intervenir pour des individus de tailles diverses et plus particulièrement (et pour les plus nombreux) pour des animaux dont les longueurs totales sont comprises entre 5 et 9 millimètres. Le stade, correspondant aux animaux dont les tailles sont comprises entre 5 et 9 millimètres, est caractérisé par la persistance plus ou moins nette de la morphologie externe typique de la phase sexuelle mâle ; mais l'évolution vers l'état sexuel femelle est variable suivant les individus et plus ou moins précoce.

Au delà de la taille de 5 millimètres les résultats obtenus, chez les parasites appartenant à l'espèce Mothocya epimerica Costa, sont sensiblement identiques dans leur schéma général à ceux obtenus par LEGRAND chez Anilocra frontalis Milne Edwards, en ce qui concerne les modalités de l'inversion du sexe. En particulier, ce sont les individus en phase mâle isolés sur les poissons hôtes qui vont montrer, par rapport aux parasites appariés, un développement précoce dans le sens femelle et l'état physiologique des individus sera fonction de leur isolement ou de leur appariement et par là

.../...

même, de la plus ou moins grande précocité du changement de sexe. Ainsi, parmi les plus grands parmi ces individus et pour des tailles avoisinant 7 à 9 millimètres pour la longueur totale, la spermatogénèse peut être encore active au sein des urnes testiculaires, quoique certains signes de ralentissement soient discernables. Chez de tels animaux, les figures en général visibles au niveau des utricules sont les suivantes :

Les utricules sont pour la plupart presque entièrement vidés à leur extrémité. Au niveau des deux urnes testiculaires antérieures, on trouve généralement deux amas bien définis et distincts, l'un constitué par des spermatocytes et l'autre par des spermatozoïdes. Dans la zone à spermatozoïdes, on observe de nombreux noyaux gigantesques au sein des bouquets de spermatozoïdes. Au sommet de ces utricules, on peut remarquer uniquement quelques rares spermatozoïdes et au contraire, au niveau de la partie distale, quelques spermatocytes et de nombreuses spermatides en rosette. Au niveau des utricules médians, on remarquera sensiblement la même disposition que pour les urnes testiculaires proximales mais dans leur partie inférieure, on rencontre généralement uniquement des spermatozoïdes avec des granules réfringents d'excrétion. Dans les utricules distaux, à leur extrémité proximale on note souvent la présence de spermatogonies et de spermatocytes. Suivant l'intensité de l'activité spermatogénétique, on pourra observer des spermatocytes, des spermatides et des spermatozoïdes ; mais en général, les spermatides et les spermatozoïdes sont rares voire inexistants. Cependant, les utricules peuvent encore mesurer de 90 à 280 μ suivant les cas, et pour le plus grand diamètre.

Le ralentissement de l'activité spermatogénétique, qui n'est pas très net au niveau du processus évolutif des cellules germinales, est fréquemment mis en évidence par des modifications intervenant au niveau de l'assise pariétale. En effet très tôt, au niveau des zones à spermatides, les cellules de l'assise pariétale et certains noyaux gigantesques s'immiscent entre les groupes de spermatides. Un processus analogue intervient au niveau des zones à spermatozoïdes. Par la suite, chez ces animaux, on remarque que la zone bordante présente souvent, dans la partie la plus volumineuse des utricules, des figures de désagrégation et plus particulièrement de vacuolisation. On observe la présence de nombreuses "vacuoles" où

l'on trouve de nombreux granules réfringents. En particulier au niveau des spermatozoïdes et par suite de cette désagrégation, les noyaux gigantesques passent dans la lumière des utricules en se mélangeant alors aux spermatozoïdes ; la désagrégation de l'assise pariétale à ce stade, peut être la cause ou la conséquence d'une disparition ou d'une élimination des noyaux gigantesques, que l'on retrouve en général isolés au sein des bouquets de spermatozoïdes.

Chez certains individus à ce stade, on peut également remarquer que certains utricules testiculaires se vident ; leur paroi devient alors très fripée.

Au niveau du défèrent paraovarique, on observe des spermatozoïdes en quantité variable, souvent assez rares ; généralement, ils sont mêlés à des granules d'excrétion assez gros.

Chez ces animaux, la partie ovarienne de la gonade est relativement bien développée ; l'ovogénèse est présente, mais elle n'est pas intense encore ; il en est de même pour la vitellogénèse, encore relativement faible, mais qui a toujours débuté, en général dans quelques ovocytes (2 à 5, en moyenne) par coupes transversales. L'ovaire, dont les ovocytes présentent de gros nucléoles eosinophiles et se présentent sur deux ou quatre rangs, peut mesurer de 280 à 300 μ de large (près de 1 mm parfois) et de 80 à 100 μ d'épaisseur, dans la majorité des cas ; En général, les plus gros ovocytes mesurent de 30 à 50 μ , parfois de 60 à 100 μ .

Le canal défèrent fait saillie à l'extérieur et les apophyses génitales copulatrices sont bien développées ; le "canal défèrent antérieur" et le "canal défèrent postérieur" renferment assez souvent encore des spermatozoïdes et de nombreux granules réfringents d'excrétion. La vésicule séminale est encore très importante, remplis de spermatozoïdes, avec toujours des granules d'excrétion ; elle pourra présenter des dimensions variables suivant les animaux : mesurant parfois de 100 à 180 μ , de 300 à 450 μ dans d'autres cas. L'oviducte fait saillie à l'extérieur par une incisure sternale étroite. Notons que dès ce stade, on remarque un début d'accumulation de tissu adipeux au niveau de la face sternale, accumulation qui va s'accroître au cours de l'évolution ultérieure.

Au contraire, à ce stade, chez les animaux qui vont bientôt subir l'inversion sexuelle, l'évolution dans le sens femelle, au niveau de l'appareil génital mâle d'une part, de l'appareil génital femelle d'autre part, sera plus précoce, bien que ces animaux conservent sensiblement les mêmes caractères externes, avec tout au plus une augmentation du taux d'accumulation de tissu adipeux au niveau de la face sternale.

Chez ces animaux et en particulier pour des tailles avoisinant 5 à 6 millimètres, la spermatogénèse est encore présente mais paraît se ralentir très nettement. Les utricules peuvent encore mesurer de 90 à 180 μ de diamètre et présentent des figures d'activité variables suivant leur numéro d'ordre. Ainsi, en ce qui concerne les deux utricules testiculaires proximaux, à la partie antérieure, dans la lumière, on observe surtout la présence de noyaux gigantesques et de granules réfringents d'excrétion ; A la partie postérieure, il y aura souvent une grande lumière dorsale avec des granules d'excrétion et des noyaux gigantesques, et ventralement des spermatocytes en amas. Dans la partie postérieure, la lumière est à nouveau généralement occupée uniquement par des noyaux gigantesques. Au niveau de la portion proximale des utricules II, on remarque uniquement la présence, dans la majorité des cas, de granules d'excrétion et de noyaux gigantesques. Au niveau de la partie médiane, l'assise pariétale est dans quelques cas encore bien développée, avec des noyaux gigantesques nombreux et au centre, une lumière entièrement occupée par des spermatocytes et des spermatides en amas (spermatides surtout du premier stade avec chromatine en croissant périphérique). Plus bas, on remarque souvent des spermatocytes et des spermatozoïdes. La configuration générale des utricules testiculaires postérieurs n'est pas sensiblement différente de la précédente. En particulier au niveau de la partie médiane, on observe en général à la face dorsale, des amas de spermatozoïdes avec des granules d'excrétion et des noyaux gigantesques, et au niveau de la face ventrale, des spermatocytes. Plus bas, dans la portion postérieure des utricules, on ne rencontre en général que des spermatozoïdes avec des noyaux gigantesques et des grains d'excrétion. Chez ces individus, on observe fréquemment dans la lumière des utricules et l'assise pariétale, comme chez les parasites précités, de grosses dépres-

sions vacuolaires, avec des granules réfringents. Quelques cellules germinales peuvent paraître bloquées au stade spermatide, dans l'intervalle des dépressions vacuolaires (10 à 20 en moyenne sur une coupe transversale). Contre l'ovaire, le défèrent paraovarique ne contient pas, ou très peu, de spermatozoïdes. Au delà de l'ovaire, le canal défèrent est très étroit, avec seulement quelques spermatozoïdes. A certains endroits, la lumière est parfois difficilement discernable. La vésicule séminale sera généralement peu importante, mais on y observe encore des spermatozoïdes en amas et de gros granules réfringents. Elle peut mesurer de 80 à 170 μ de diamètre en coupe transversale. Au niveau de la partie postérieure du canal défèrent, il n'y a que de très rares spermatozoïdes. Le canal défèrent passe dans l'accumulation de tissu adipeux ventral, très net à ce stade. Il atteindra les appendices copulateurs, souvent réduits et parfois difficilement discernables. Dans ce cas, il semble que le canal défèrent ne fasse plus effectivement saillie à l'extérieur.

Chez ces animaux, l'évolution dans le sens femelle est surtout évidente au niveau de l'appareil génital femelle. En effet, au niveau de la partie ovarienne des gonades relativement bien développée et où la vitellogénèse a débuté, les ovocytes, assez gros, sont sur un à quatre rangs ; Dans la majorité des cas, on remarque surtout que la partie ovarienne des gonades commence à prendre une direction dorso-ventrale, disposition qui caractérise la phase sexuelle femelle. L'ovaire peut alors mesurer en moyenne 500 μ environ (pour des animaux de 5 à 6 millimètres de long) et 100 μ d'épaisseur. L'oviducte débouche à l'extérieur et chez ces animaux, ventralement par rapport à son débouché, on observe généralement une très petite ébauche hypodermique d'oostégite.

Chez Mothocya epimerica Costa, les caractéristiques que nous venons de préciser, dans le cas des animaux dont les tailles s'échelonnent entre 5 et 9 millimètres, nous permettent d'attribuer au stade correspondant la valeur physiologique d'une prolongation de la puberté mâle ; En effet, ce stade est en particulier caractérisé par une persistance accompagné d'une diminution plus ou moins nette de l'activité spermatogénétique, ainsi que par un développement ovarien net. La morphologie générale reste cependant

.../...

une morphologie typique de phase sexuelle mâle.

- Animaux à morphologie externe femelle, assymétriques et non pigmentés :

- Individus de 4 à 6 millimètres de longueur totale :

Ce stade correspond en particulier à la première acquisition de la morphologie générale typique de la phase sexuelle femelle et c'est en fait, dès ce stade mais en fin d'évolution semble-t-il, que les premières femelles gestantes vont apparaître. En effet les premiers individus, au stade femelle gravides, que nous avons pu récolter, mesureraient aux environs de 5 millimètres en ce qui concerne la longueur totale.

Chez ces animaux, l'activité spermatogénétique cesse. Cependant, les urnes testiculaires sont encore visibles. A leur intérieur, une lumière très étroite et généralement vide est repérable ; leur paroi est assez fripée ; on observe à l'intérieur, dans quelques cas très rares, des noyaux gigantesques sans ordre, quelques spermatocytes dégénérés et de gros granules d'excrétion. Cependant, les utricules testiculaires peuvent mesurer encore de 80 à 120 μ de diamètre.

Dans la partie ovarienne des gonades, la vitellogénèse est intense. La zone d'ovogénèse ne se trouve plus localisée au niveau de la face latérale du corps mais, par suite de la disposition dorso-ventrale de l'ovaire, est rejetée vers la face sternale très renflée du péréion. Les ovocytes à vitellus sont les plus dorsaux et peuvent en particulier, en début d'évolution, mesurer de 150 à 270 μ . En coupe transversale, les ovaires peuvent mesurer à partir de 900 μ environ de large et 450 μ d'épaisseur. Le canal défèrent et la vésicule séminale sont encore assez importants, avec quelques bouquets de spermatozoïdes. Le canal défèrent se perd ensuite dans la masse adipeuse ventrale. L'oviducte fait bien sûr saillie à l'extérieur et suit un cheminement particulier. Etant donné la disposition prise par la partie ovarienne des gonades, il se détache dans la région ovarienne sternale, au niveau de la zone à ovogénèse ; il remonte ensuite

vers la face tergale, puis redescend vers le bord externe et latéral du péréion, après une importante courbure ; il vient déboucher au niveau de la base des péréiopodes de la cinquième paire. Notons également que les coecums digestifs antérieurs sont alors déportés vers la face sternale très proéminente et sous les ovaires, alors que le tube digestif proprement dit est toujours situé plus dorsalement, entre les ovaires. La topographie interne est modifiée et accompagnée d'un développement énorme de la partie sternale. Pour donner un ordre d'idée, nous pouvons indiquer que chez de tels individus, pour une largeur du péréion équivalente à deux millimètres, le corps peut atteindre 2 à 2,5 millimètres de haut en moyenne. Notons enfin, chez ces animaux et en particulier avant la première ponte, la présence des ébauches d'oostégites qui sont visibles sous la cuticule sternale.

- Individus de 6 à 11 millimètres de longueur totale :

Ces individus présentent toujours la morphologie générale externe typique de la phase sexuelle femelle et même généralement plus accusée que pour les animaux précédents, surtout en ce qui concerne l'assymétrie du corps.

L'évolution ovarienne sera sensiblement la même. De même l'involution de l'appareil génital mâle continuera et à partir de ce stade, les utricules testiculaires seront en général invisibles. Par contre, le canal déférent et la vésicule séminale seront encore importants, avec quelques bouquets de spermatozoïdes. En particulier, les tailles moyennes de la vésicule séminale pourront encore approcher 350 à 600 μ de diamètre dans certains cas ; quoiqu'il en soit, elle sera toujours visible et contiendra encore des spermatozoïdes.

Dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa, l'étude de l'évolution générale des individus permet de mettre en lumière l'existence de quatre stades distincts, dont la signification physiologique peut être déduite de l'étude critique du développement de l'appareil génital. Les résultats obtenus dans ce sens nous permettent d'attribuer à ces quatre stades les valeurs respectives suivantes :

Phase sexuelle mâle	}	- Individus de 3 à 5 millimètres = stade de puberté mâle.
		- Individus de 5 à 9 millimètres = stade de prolongation de la puberté mâle.
Phase sexuelle femelle	}	- Individus de 4 à 6 millimètres = stade de puberté femelle.
		- Individus de 6 à 11 millimètres = stade de prolongation de la puberté femelle.

C'est pendant le stade de prolongation de la puberté mâle que les parties mâles de la gonade vont commencer à involuer légèrement, tandis que la partie femelle va commencer son développement ; l'ensemble est variable suivant les individus et en particulier, fonction de la plus ou moins grande précocité de l'inversion du sexe, laquelle est elle-même fonction de l'état isolé ou apparié caractérisant chaque individu. Dès le stade, appartenant à la deuxième phase sexuelle, correspondant aux individus de 4 à 6 millimètres, la morphologie typique femelle est réalisée et les individus présentent un état physiologique qui ne laisse aucun doute quant à l'appartenance de ces parasites à la phase sexuelle femelle. Entre les deux phases dont nous venons de parler il existe, comme le montre la courbe de régression relative à la croissance en largeur, une importante discontinuité qui correspond à l'inversion du sexe ; ce qui distingue les parasites buccaux, que nous venons d'étudier, de l'espèce Mothocya epimerica Costa, c'est l'absence d'un stade distinct de transition de la phase sexuelle mâle à la pha-

se sexuelle femelle ; le passage s'effectue en une seule mue, chez Mothocya epimerica Costa.

c) - Croissance en longueur des endopodites des pléopodes II :

Nous avons déjà indiqué (en particulier dans le cas des deux espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Weinertia parallela (Otto)) que l'étude de l'évolution de la partie foliacée des endopodites de la deuxième paire de pléopodes était riche en enseignements, d'une part pour suivre l'évolution postlarvaire générale de ces parasites et d'autre part, pour la compréhension de certains phénomènes particuliers, par exemple, l'évolution des possibilités natatoires ; on sait d'ailleurs que ces dernières conditionnent un certain nombre d'autres caractères physiologiques qui leurs sont liés et en particulier, relatifs aux modalités de l'inversion du sexe. Chez Mothocya epimerica Costa, nous pouvons faire des remarques sensiblement identiques, à ceci près que dans ce dernier cas, l'évolution en taille est suivie, au niveau de ces appendices et plus particulièrement au niveau des processus ornementaux, de modifications nettes suivant les stades. Il en est d'ailleurs de même pour certains autres appendices.

Chez ce parasite, durant le stade Pullus secundus, les pléopodes présentent un aspect assez typique, avec une rangée de 5 retinasles d'acrochaiges crochus sur le bord interne du basipodite, et sur la bordure distale, une rangée continue de soies longues (à mi-hauteur des deux rangs, endopodite et exopodite). Rappelons qu'au niveau du pléotelson et des uropodes, on observe également une rangée de soies sensiblement identiques, avec en plus au niveau de l'extrémité distale de l'exopodite des uropodes, deux soies épineuses courbes. Cette ornementation va persister en partie durant les premiers temps de la phase sexuelle mâle, et en particulier durant le premier stade. Ceci témoigne d'ailleurs de la persistance, chez ces animaux, des possibilités de nage. Par la suite, c'est d'abord la bordure de soies distales des endopodites et exopodites des pléopodes qui va regresser (en particulier durant le deuxième stade mâle) et disparaître complètement. Au contraire,

chez ces animaux, une rangée de quatre à cinq rétinacles crochus sera encore discernable au niveau du bord interne des basipodites des pléopodes II; ces animaux, s'ils ne peuvent plus dans la plupart des cas nager en pleine eau, arrivent encore toujours à se déplacer sur le fond des cristallisoirs ou de l'aquarium d'expérience. Durant le deuxième stade mâle, les rétinacles d'accrochage sont encore actifs, mais il n'en va pas de même chez les parasites en phase sexuelle femelle. Chez ces derniers, les rétinacles vont régresser et ils ne se présenteront plus que comme de simples soies épineuses, sans crochets distaux, et qui n'atteindront plus leurs symétriques. Les rétinacles persistent donc chez les individus en phase sexuelle femelle, mais ils ne peuvent plus assumer leur fonction d'accrochage et de synchronisation du battement des pléopodes symétriques. Effectivement d'ailleurs, et comme nous l'avons déjà précisé, ces individus sont désormais incapables de nager activement.

D'ailleurs, rappelons que ces modifications évolutives au niveau des pléopodes sont suivies de variations en particulier au niveau des aesthetascs des antennules et aussi, au niveau des soies épinées des péréiopodes.

Par conséquent, en ce qui concerne les variations des pléopodes et plus particulièrement ceux de la deuxième paire, les résultats obtenus se rapprochent de ceux obtenus par LEGRAND (1952) chez Anilocra frontalis Milne Edwards. Par contre, ils se distinguent nettement des cas précédemment étudiés concernant les trois parasites buccaux : Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso), en particulier en ce qui concerne la durée d'existence des soies distales de bordure des exopodites et endopodites, ainsi que des rétinacles d'accrochage des basipodites. Chez ces derniers parasites, l'involution de ces formations est bien plus précoce que dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa, puisqu'elles disparaissent dès avant le début de la phase sexuelle mâle.

Conjointement à ces modifications d'ordre ornemental, qui rendent compte toutefois de variations fonctionnelles et physiologiques, il exis-

.../...

te une évolution en taille de ces appendices (en particulier de la longueur totale) ; on peut les mettre en évidence au niveau de la partie foliacée des endopodites, et les résultats ainsi obtenus témoignent de la validité des étapes définies par l'étude des variations physiologiques au niveau des appareils génitaux d'une part, de l'accroissement du corps en largeur d'autre part.

En effet, l'établissement de la courbe de regression correspondant à l'évolution de la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire met en évidence, dans ce cas également, l'existence de quatre lois distinctes de croissance séparées deux à deux par une importante discontinuité ; deux correspondent à des animaux en phase sexuelle femelle et les deux autres à des animaux en phase sexuelle mâle.

Ces quatre lois de croissance sont, en coordonnées logarithmiques, définies par des segments de droite dont les pentes et les indices à l'origine ont été calculés. A partir de ces résultats, l'établissement de la courbe de régression correspondante offre une analogie parfaite avec celle concernant l'évolution de la largeur maximale du corps.

- Individus à morphologie typique de la phase sexuelle mâle :

- La première loi de croissance correspond aux individus dont les tailles sont comprises entre 3 et 5 millimètres et qui présentent la morphologie typique générale de la phase sexuelle mâle, en ce qui concerne en particulier la pigmentation et la symétrie du corps. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,145$, d'ordonnée à l'origine $B = 0,034$ et d'équation $Y = 1,145 X + 0,034$, ce qui rend compte de l'existence d'une croissance allométrique majorante ; on peut dire qu'à ce moment là, la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la seconde paire croît relativement plus vite que la longueur totale du corps.

- La loi de croissance suivante, qui concerne toujours des parasites

.../...

présentant la morphologie typique mâle, mais dont les tailles s'échelonnent entre 5 et 9 millimètres, met en lumière l'existence d'une croissance toujours majorante ; le taux est cependant plus faible que dans le cas des animaux du stade précédent. En effet, elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,055$, d'ordonnée à l'origine $B = 0,120$, et d'équation $Y = 1,055 X + 0,120$.

- o -

Par conséquent, la succession des deux étapes de croissance concernant les animaux au stade de puberté mâle et de prolongation de la puberté mâle offre une similitude sensiblement parfaite, que l'on s'adresse à la croissance de la largeur maximale du corps ou à la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes II. Dans les deux cas, passée la taille de 5 millimètres en ce qui concerne la longueur totale des individus, on note une diminution du taux de croissance.

-- o --

- Individus à morphologie typique de la phase sexuelle femelle :

- Comme dans le cas de l'étude de l'évolution de la croissance en largeur, la première loi de croissance, relative aux individus en phase sexuelle femelle dont les tailles sont comprises entre 4 et 6 millimètres, met en évidence l'existence d'une allométrie nettement minorante ; la partie foliacée des endopodites des pléopodes II croît relativement moins vite que la longueur totale ; il en résulte une légère variation dans la forme générale de ces appendices. Cette première loi de croissance se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,602$, d'indice à l'origine $B = 0,512$, et d'équation $Y = 0,602 X + 0,512$.

.../...

- La seconde loi de croissance concerne les parasites dont les tailles sont comprises entre 6 et 11 millimètres et qui conservent toujours la morphologie générale typique de la phase sexuelle femelle. Elle met toujours en lumière l'existence d'une croissance allométrique minorante, dont le taux de croissance correspondant est toutefois nettement supérieur à celui concernant les individus du stade précédent. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,951$, d'indice à l'origine $B = 0,254$ et d'équation $Y = 0,951 X + 0,254$.

- o -

Par conséquent, comme dans le cas des individus en phase sexuelle mâle, les résultats obtenus par l'étude la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire offrent une analogie parfaite avec ceux que l'on obtient à partir de l'examen de l'évolution générale en largeur. D'ailleurs, la concordance de ces résultats témoigne en faveur de la réalité des étapes définies, confirmées également par l'étude de l'évolution physiologique au niveau des appareils génitaux. En résumé, on peut dire que dans le cas de la phase sexuelle mâle, comme dans le cas de la phase sexuelle femelle, le passage du stade typique de puberté au stade de prolongation de la puberté est marqué, chez Mothocya epimerica Costa, par une variation du taux de croissance de la largeur maximale du corps et de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire ; Mais alors que le passage de la puberté mâle à la prolongation de la puberté mâle correspond à un abaissement du taux de croissance, l'évolution correspondante, durant la phase sexuelle femelle, se traduit par une augmentation du taux de croissance.

- o -

d) - Evolution des appendix masculina :

.../...

Nous avons vu, chez les deux parasites buccaux, Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto), que l'étude de l'évolution des appendix masculina apportait des renseignements très intéressants sur l'évolution sexuelle de ces parasites. Il en est de même dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa qui, par ailleurs, correspond à l'existence de modalités nettement différentes (TRILLES, 1964).

Rappelons en effet que chez cette espèce, qui ne présente pas comme les deux autres un stade bien distinct correspondant aux individus en phase d'inversion du sexe, les appendix masculina, présents chez ces animaux durant la phase sexuelle mâle, ne disparaissent pas au cours de la mue faisant passer ces parasites au stade de puberté femelle. Les appendix masculina persistent pendant un temps plus ou moins long durant la phase sexuelle femelle ; mais ils finissent toujours par disparaître, comme l'indique le pourcentage, croissant avec la taille, des individus en phase sexuelle femelle qui ne les présentent plus, et sans que l'on puisse établir une correspondance avec l'état femelle correspondant. Toutefois, la disparition plus ou moins précoce des appendix masculina chez ces animaux est due, d'après nos observations, aux variations qui se manifestent suivant les individus, en ce qui concerne la plus ou moins grande précocité de l'inversion du sexe.

Chez Mothocya epimerica Costa, l'appendix masculina restera en général rudimentaire jusqu'à la taille de 3 millimètres. Au delà, il va se développer nettement jusqu'à la taille de 5 millimètres, en ce qui concerne la longueur totale des animaux en phase sexuelle mâle. Pour les animaux en phase sexuelle mâle de tailles supérieures, soit entre 5 et 9 millimètres, le taux de croissance de ces appendices va diminuer et cela correspond bien à l'existence d'un stade que nous avons désigné sous les termes de "prolongation de la puberté mâle". A la suite de l'inversion sexuelle et comme nous venons de l'indiquer, les appendix masculina vont persister jusqu'à des tailles variables suivant les individus, mais ils finissent toujours par disparaître. La disparition ou la persistance irrégulière de ces formations est fonction de la précocité de l'inversion sexuelle ; plus

le stade de prolongation de la puberté mâle sera long chez un individu, plus la taille de ce dernier sera importante au moment de l'inversion sexuelle ; ceci explique que des individus en phase femelle de relativement grande taille peuvent présenter encore des appendix masculina bien développés. Au contraire, si le changement de sexe intervient pour des tailles faibles, l'individu correspondant, poursuivant son évolution en phase sexuelle femelle, pourra encore présenter, pour des tailles assez faibles, des appendix masculina bien visibles ; toutefois, étant donné la durée importante de la phase femelle pour de tels individus, les appendix masculina involueront précocement au cours du développement ultérieur correspondant. C'est donc la plus ou moins importante précocité du changement de sexe qui conditionne l'existence assez irrégulière des appendix masculina durant la phase sexuelle femelle.

La construction du diagramme de dispersion (ainsi que de la courbe de regression) correspondant à l'évolution en taille des appendix masculina met en évidence la succession de lois distinctes de croissance qui rendent bien compte des faits que nous venons de décrire ; En particulier, deux lois distinctes se succèdent durant la phase sexuelle mâle, lois qui en coordonnées logarithmiques se traduisent par des segments de droite dont les pentes et les ordonnées à l'origine ont été calculées.

- La première loi de croissance en longueur des appendix masculina correspond aux animaux dont les tailles sont comprises entre 3 et 5 millimètres pour la longueur totale et qui, en présentant la morphologie générale typique, parcourent le stade de puberté mâle. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,843$, d'indice à l'origine $B = -0,456$ et d'équation $Y = 1,843 X - 0,456$; Ceci rend compte de l'existence, durant ce premier stade, d'une croissance allométrique nettement majorante, ce qui n'est pas pour surprendre chez des animaux au stade de puberté mâle. Durant cette période, les appendix masculina croissent relativement plus vite que la longueur totale du corps.

- La loi de croissance suivante correspond aux individus qui parcou-

.../...

rent le stade de prolongation de la puberté mâle et dont les tailles sont comprises entre 5 et 9 millimètres. En coordonnées logarithmiques, elle se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 0,982$, d'indice à l'origine $B = 0,148$ et d'équation $Y = 0,982 X + 0,148$, ce qui rend compte de l'existence d'une allométrie très légèrement minorante, mais qui s'oppose à la croissance allométrique majorante caractérisant les animaux du stade précédent. Ceci ne fait que témoigner en faveur de l'assimilation de ce stade à un stade de prolongation de la puberté mâle.

A la suite de l'inversion sexuelle, la regression des appendix masculina va s'accentuer mais, comme nous l'avons déjà signalé, leur disparition sera très irrégulière et sans rapport, avec la taille des individus. Par contre, elle sera fonction du moment où se situe l'inversion sexuelle. Cette irrégularité dans la regression des appendix masculina, mise en évidence par le diagramme de dispersion correspondant, ne nous autorise plus à représenter, à partir du stade de puberté femelle, l'involution de ces appendices par un segment de droite de pente définie.

Ajoutons également que l'évolution des appendix masculina, durant la phase sexuelle mâle, présente une conformité très nette avec les autres résultats obtenus, concernant la croissance en largeur d'une part et la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la seconde paire d'autre part. Le stade de prolongation de l'état mâle correspond, dans ces trois cas envisagés, à une diminution du taux de croissance par rapport à celui des animaux au stade typique de puberté mâle.

- o -

Dès à présent, nous pouvons donc résumer l'évolution de l'espèce Mothocya epimerica Costa de la façon suivante :

Chez ces parasites, quatre stades évolutifs peuvent être distingués au cours de l'évolution postlarvaire ; deux correspondent à la phase sexuelle mâle et plus précisément aux états que nous avons définis (états physio-

.../...

logiques) par les termes de puberté mâle et de prolongation de la puberté mâle ; les deux autres correspondent à la phase sexuelle femelle et aux deux états physiologiques de puberté femelle et de prolongation de la puberté femelle. Le passage de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle s'effectue en une seule mue et non par l'intermédiaire d'un stade de transition bien distinct. L'inversion sexuelle, graduelle chez les parasites buccaux, est plus directe chez Mothocya epimerica Costa.

Ce sont des modalités sensiblement analogues que l'on observe dans le cas de l'espèce Anilocra physodes (L.), que nous avons également examiné.

— o —

3) - Parasites de "Surface" :

a) - ANILOCRA physodes (L.) :

L'espèce que nous avons étudiée correspond à l'espèce Anilocra physodes (L.) de Méditerranée. Rappelons qu'au contraire, les recherches de LEGRAND (1952) et de JUCHAULT (1966) concernent l'espèce Anilocra frontalis (Milne Edwards) de Roscoff.

La comparaison des résultats obtenus chez ces deux espèces distinctes est cependant fructueuse ; D'une part, elle permet de distinguer les deux espèces de ce point de vue ; d'autre part, elle met en évidence des variations possibles au sein des représentants d'un même genre, en ce qui concerne les cycles évolutifs. Elle laisse présager également l'intervention de facteurs géographiques (sensu lato) dans le déterminisme des modalités de l'hermaphroditisme protérandrique des Cymothoïdae.

Au point de vue de l'évolution générale des parasites appartenant à l'espèce Anilocra physodes (L.), évolution que MONTALENTI (1941) avait déjà notée en particulier au niveau des organes génitaux, nous retrouvons un cas

.../...

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
EN LONGUEUR DES APPENDIX MASCULINA CHEZ MOTHOCYA epimerica Costa.

1) - Diagramme de dispersion.

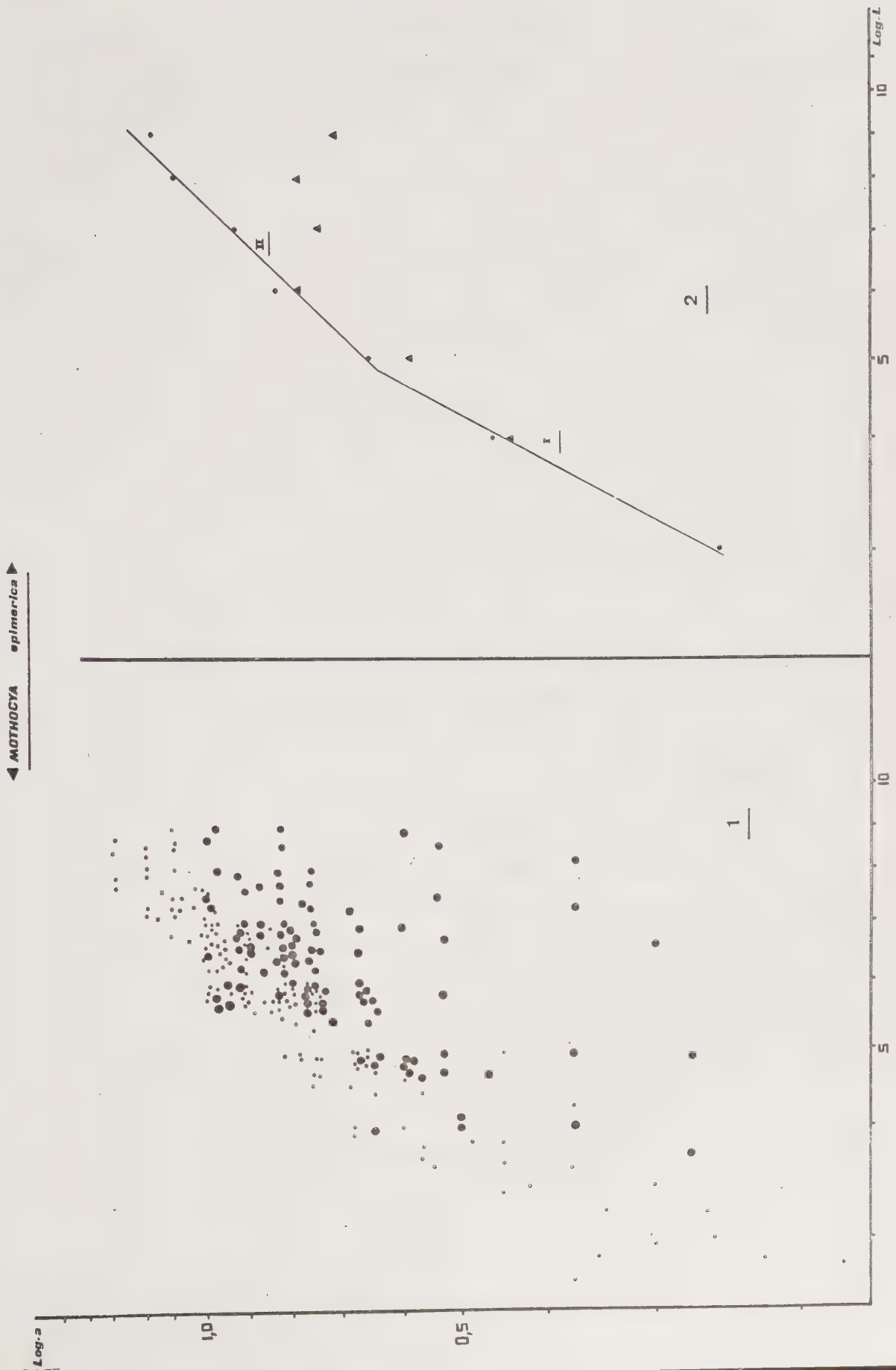
2) - Courbe de regression.

- Abscisses : Longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

- Ordonnées : Les longueurs des appendix masculina (Coordonnées logarithmiques).

• : Phase sexuelle mâle.

▲ : Phase sexuelle femelle.



qui présente de grandes ressemblances avec celui concernant l'espèce Mothocya epimerica Costa. On peut également mettre en évidence des ressemblances avec les résultats obtenus par LEGRAND chez Anilocra frontalis Milne Edwards, quoique ce dernier cas se différencie très nettement de celui que nous avons retenu, en particulier en ce qui concerne les modalités de l'inversion sexuelle.

Comme dans l'exemple que nous venons d'envisager (c'est à dire celui de l'espèce Mothocya epimerica Costa), on peut se rendre compte de l'existence, au cours de l'évolution postlarvaire des parasites appartenant à l'espèce Anilocra physodes (L.), d'un certain nombre d'évolutions concomitantes, au niveau de la morphologie générale du corps, des appendices ou des formations ornementales. Quoiqu'il en soit, les individus en phase sexuelle mâle et les individus en phase sexuelle femelle sont généralement aisément reconnaissables. En particulier, la différence est très nette en ce qui concerne la largeur maximale du corps.

Pour essayer de préciser les diverses modalités intervenant dans l'évolution des individus, et à la suite des recherches de LEGRAND chez Anilocra frontalis Milne Edwards, nous avons employé les mêmes critères que ceux que nous avons retenus pour les autres parasites.

α) - Croissance en largeur :

L'établissement du diagramme de dispersion, correspondant à l'accroissement en largeur au cours de l'évolution postlarvaire de l'espèce Anilocra physodes (L.), permet de se rendre compte que les points représentatifs des divers individus se répartissent en deux nuages distincts, séparés par une discontinuité. Le premier groupement principal, qui s'étale (si l'on considère la longueur totale du corps) de 10 à 32 millimètres, correspond aux individus qui présentent les caractères morphologiques généraux typiques de la phase sexuelle mâle ; le deuxième groupement, qui s'étale de 20 à 49 millimètres, correspond aux parasites qui présentent les caractères morphologiques généraux typiques de la phase sexuelle femelle.

.../...

Une première comparaison de ces observations, avec les résultats précédents obtenus chez Mothocya epimerica Costa, nous permet de remarquer que l'évolution respective de ces deux Cymothoadiens présente de grandes ressemblances. En particulier, l'examen du diagramme de dispersion correspondant vient confirmer les observations que nous avons effectuées "in natura" et au laboratoire quant aux modalités de l'inversion sexuelle. Nous sommes ici en présence d'un cas qui se rapproche de celui concernant l'espèce Mothocya epimerica Costa et qui, par là même, se distingue de celui concernant les parasites buccaux examinés. Chez Anilocra physodes (L.), et comme l'avait pressenti MONTALENTI (1941), le passage de la phase mâle à la phase femelle n'est pas progressif comme dans le cas des Cymothoadiens buccaux et dans le cas de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards ; chez cette espèce, l'inversion sexuelle intervient en une seule mue et nous n'avons pas pu mettre en évidence l'existence d'un stade distinct d'inversion sexuelle, tel que celui qui caractérise l'évolution des parasites buccaux que nous avons examinés, et l'évolution des Anilocres de Roscoff (LEGRAND, 1952).

D'ailleurs, la construction de la courbe de regression correspondante rend très bien compte des modalités de ce type d'évolution. Comparée à celle indiquée par LEGRAND dans le cas de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards, elle met bien en lumière l'absence, chez Anilocra physodes (L.), de l'étape distincte de transition ; cette étape, chez Anilocra frontalis Milne Edwards, correspond aux individus dont les tailles sont comprises entre 13,5 et 20 millimètres ; Dans le cas de l'espèce que nous avons examinée, la courbe de regression correspondante met en évidence l'existence de 4 étapes seulement au cours du développement postlarvaire, étapes traduites, en coordonnées logarithmiques, par des segments de droite numérotés de I à IV et dont les pentes et les ordonnées à l'origine ont été calculées. Ces quatre segments de droite sont séparés en deux grands ensembles (droites I et II d'une part, droite III et IV d'autre part) par une discontinuité qui correspond au passage brusque de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle et par conséquent, à l'inversion sexuelle ; Le moment de sa réalisation est variable suivant les individus.

.../...

- Phase sexuelle mâle :

- La première loi de croissance en largeur correspond aux individus qui, présentant l'aspect typique de la phase sexuelle mâle, offrent des tailles qui sont comprises entre 10 et 19 millimètres. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,661$, d'indice à l'origine $B = -0,167$, et d'équation $Y = 0,661 X - 0,167$, ce qui rend compte de l'existence, durant ce stade, d'une croissance allométrique minorante.

Ces animaux, conformes au type morphologique général caractérisant la phase sexuelle mâle, présentent une allure élancée qu'ils conservent tout au long du stade et dont rend bien compte précisément l'existence d'une croissance en largeur minorante.

- Une deuxième loi de croissance en largeur correspond aux individus qui, conservant toujours l'aspect typique mâle, présentent des tailles qui sont comprises entre 19 et 32 millimètres. Par rapport à la précédente, elle se caractérise par une élévation nette du taux de croissance en largeur. En coordonnées logarithmiques, elle se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 1,043$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,633$, et d'équation $Y = 1,043 X - 0,633$. C'est, par conséquent, une croissance allométrique légèrement majorante (mais qui s'oppose nettement cependant à la croissance précédente) qui préside à la croissance de la largeur maximale du corps des animaux à ce stade. Il s'ensuit un élargissement du thorax des individus correspondants, mais qui n'affectera pas encore énormément leur allure élancée. On peut cependant déjà y reconnaître une évolution dans le sens femelle.

- Phase sexuelle femelle :

- Correspondant aux parasites qui, présentant les caractères morphologiques généraux de la phase sexuelle femelle, présentent des tailles comprises entre 20 et 27 millimètres, une nouvelle loi de croissance peut être mise en évidence. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par

un segment de droite de pente $\alpha = 1,630$, d'indice à l'origine $B = -1,279$, et d'équation $Y = 1,630 X - 1,279$; Elle met ainsi en évidence l'existence d'une croissance allométrique nettement majorante, qui s'oppose aux deux lois de croissance caractérisant les animaux précédents et dont elle est, en particulier, séparée par une importante discontinuité. Il s'ensuit un élargissement très net du corps (plus particulièrement du péréion) des individus correspondants, qui va de pair avec la réalisation de la morphologie typique femelle.

L'existence d'une discontinuité importante, se situant entre les droites représentatives de la deuxième et de la troisième loi de croissance, rend compte nettement, comme nous l'avons déjà indiqué, d'un passage brusque (qui s'effectue en une seule mue) de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle. La courbe de regression, correspondant à la croissance en largeur chez Anilocra physodes (L.), met en évidence l'existence d'une superposition nette des segments de droite II et III (avec présence, cependant, d'une discontinuité entre les deux). Ceci permet de témoigner en faveur d'un aspect particulier concernant les modalités de l'inversion sexuelle chez cette espèce : dès la taille de 19 millimètres, les individus peuvent changer de sexe, mais le moment de l'inversion sexuelle est variable suivant les individus et peut s'échelonner de 19 à 32 millimètres environ, en ce qui concerne la longueur totale des animaux qui peuvent la subir.

Rappelons également que dans le cas de ce parasite, au delà du point particulier qui représente le début des possibilités de réalisation des inversions sexuelles (et qui correspond, venons-nous de voir, à des tailles avoisinant 19 millimètres), 94 % des individus qui présentent, pour des tailles comprises entre 19 et 32 millimètres, une persistance de la morphologie typique mâle, ont été trouvés appariés à un individu femelle sur les poissons hôtes ; 6 % seulement étaient isolés. Nous sommes donc (dans ce cas sensiblement identique à celui de l'espèce Mothocya epimerica Costa) en présence d'un fait particulier déjà observé par LEGRAND chez Anilocra frontalis Milne Edwards ; C'est l'état d'isolement ou d'appariement

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
RELATIVE EN LARGEUR CHEZ ANILOCRA physodes (L.).

1) - Diagramme de dispersion.

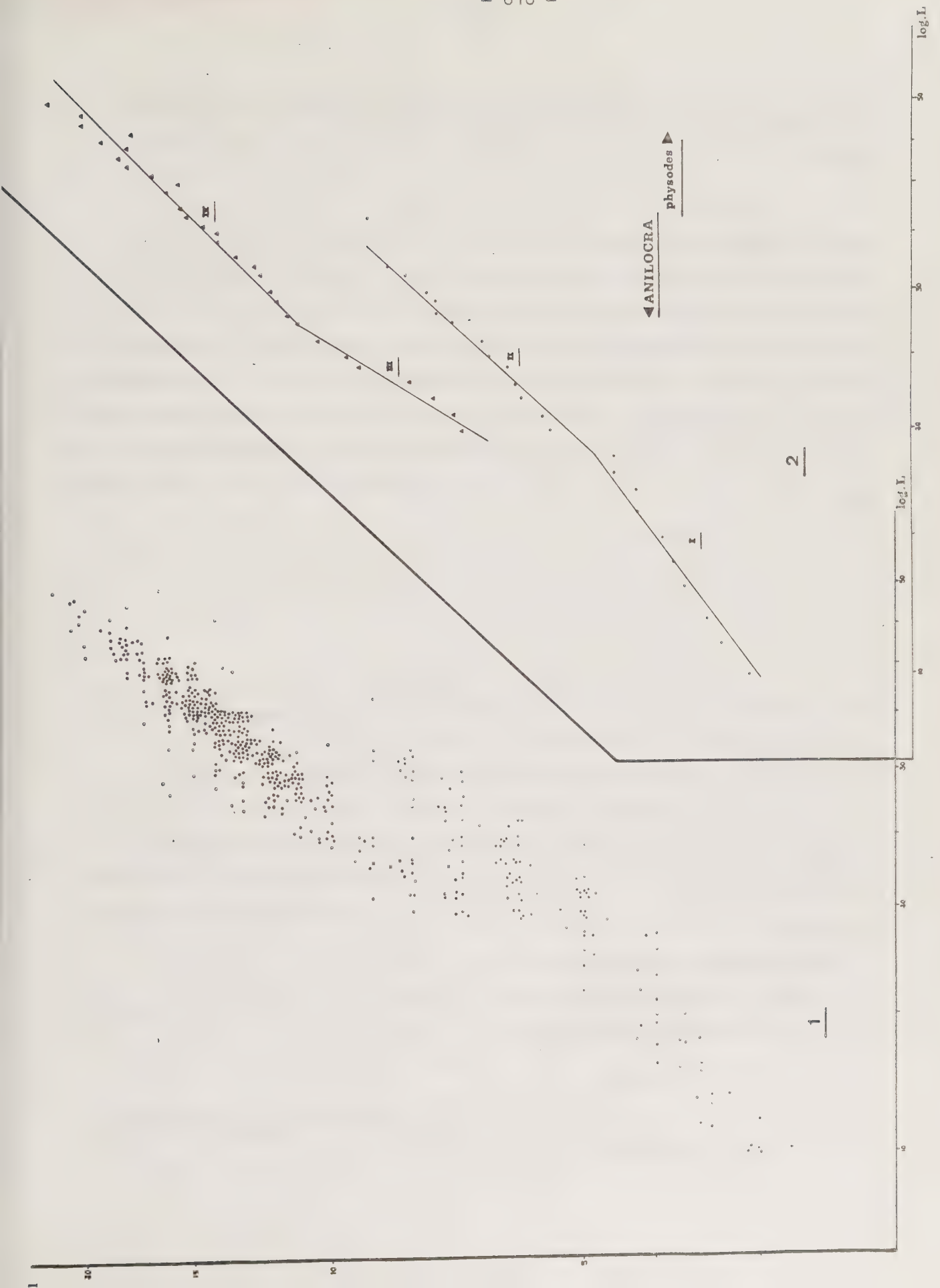
2) - Courbe de regression.

Abscisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

Ordonnées : les largeurs maximales (Coordonnées logarithmiques).

• : Phase mâle.

▲ : Phase femelle.



de ces parasites qui conditionnera la réalisation plus ou moins précoce de l'inversion du sexe et il en résulte l'étalement que nous venons de préciser.

- Le dernier stade correspond aux individus dont les tailles sont comprises entre 27 et 49 millimètres et qui montrent toujours les caractères généraux typiques caractérisant la phase sexuelle femelle. Chez ces parasites, l'accroissement en largeur obéit à une nouvelle loi de croissance qui, en coordonnées logarithmiques, se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 1,100$, d'indice à l'origine $B = -0,546$, et d'équation $Y = 1,100 X - 0,546$. Par conséquent, elle rend compte de l'existence, chez ces animaux, d'une croissance allométrique légèrement majorante dont le taux est cependant bien plus faible que chez les individus du stade précédent.

- o -

Si nous comparons à présent les résultats que nous avons obtenus, et que nous venons d'exposer, avec ceux obtenus par LEGRAND chez les Anilocres de Roscoff, nous ne pouvons que noter une homologie sensiblement parfaite dans la succession des stades de la phase sexuelle mâle et de la phase sexuelle femelle. Entre les deux espèces, seules diffèrent les modalités de l'inversion sexuelle, graduelle chez Anilocra frontalis Milne Edwards, par suite de l'existence d'un stade de transition bien défini, brusque et correspondant à une seule mue chez Anilocra physodes (L.).

Au cours de l'évolution postlarvaires des individus appartenant à cette espèce, 4 étapes distinctes sont présentes, étapes qui correspondent aux tailles respectives suivantes :

- 10 à 19 millimètres	}	Les individus présentent la morphologie typique mâle.
- 19 à 32 millimètres		

.../...

- 20 à 27 millimètres

- 27 à 49 millimètres

Les animaux présentent la morphologie typique femelle.

Les deux premiers stades ainsi définis concernent des animaux en phase sexuelle mâle et à priori, après comparaison avec les résultats déjà obtenus chez les autres espèces, il semble que l'on puisse assimiler le premier au stade de puberté mâle et le second à un stade de prolongation de la puberté mâle. Il en est sensiblement de même des deux derniers stades qui concernent des animaux en phase sexuelle femelle ; Le premier semble pouvoir être assimilé à une puberté femelle et le second à un stade de prolongation de la puberté femelle.

Les résultats obtenus chez ce parasite par MONTALENTI (1941), dans le cas des appareils génitaux, (et que nous rappellerons succinctement en ne faisant que les confirmer), ne font que témoigner en faveur de cette homologation.

β) - Evolution des appareils génitaux :

Bien que nous ayons poursuivi chez ce parasite une étude en tout point identique à celle que nous avons poursuivie chez les autres Cymothoadiens examinés, nous ne ferons que rappeler succinctement, en les confirmant, les résultats obtenus par MONTALENTI ; En effet, cet auteur les a déjà très bien décrits dans son travail de 1941. Nous les replacerons dans le cadre des stades précédemment définis, ce que n'avait pas réalisé MONTALENTI ; cette étude nous permettra, comme précédemment, d'attribuer à chacun de ces stades sa véritable signification biologique. Notons également qu'à ce point de vue, l'évolution des individus appartenant à l'espèce Anilocra physodes (L.) ne diffère pas sensiblement de celle concernant Mothocya epimerica Costa.

- Animaux à morphologie typique mâle :

- Chez les individus de cette espèce qui présentent la morphologie

générale typique de la phase sexuelle mâle et dont les tailles sont comprises entre 10 et 19 millimètres, l'état physiologique, et en particulier l'évolution des gonades, rendent compte de l'homologation du stade correspondant à un stade typique de puberté mâle.

A ce stade, les animaux peuvent déjà fonctionner comme mâle ; Dans les utricules testiculaires, on note une activité spermatogénétique intense, activité qui aura généralement débuté chez les individus au stade de prépuberté mâle (soit à des tailles avoisinant 7 millimètres pour la longueur totale) ; le canal défèrent est complètement développé ; il présente de nombreux amas de spermatozoïdes, qui se regroupent au niveau de la vésicule séminale qui est très importante.

Par contre, la partie ovarienne des gonades n'évoluera pas dès le début du stade et les animaux correspondants présentent des ovaires sensiblement identiques à ceux des animaux du stade précédent de prépuberté mâle. En général, le développement ovarien ne va intervenir que pour des individus de tailles égales ou supérieures à 14 millimètres et à ce moment là, des ovocytes dont le diamètre est compris entre 50 et 120 μ seront visibles.

- Chez les parasites au stade suivant de la phase sexuelle mâle, l'évolution générale va être marquée par une tendance à la préparation de l'inversion sexuelle ; en particulier, on va noter une diminution de l'activité spermatogénétique, plus ou moins nette suivant les individus ; elle est évidemment liée à la plus ou moins grande précocité de la mue d'inversion sexuelle.

Chez certains de ces animaux, la spermatogénèse va se poursuivre encore mais un peu ralentie, alors que chez d'autres elle apparaîtra nettement bloquée. Par endroits, le canal défèrent est encore rempli de spermatozoïdes ; La vésicule séminale en est entièrement remplie.

Le développement ovarien se poursuit et surtout chez les Cymothoadiens présentant une diminution plus ou moins accusée de l'activité spermatogénétique ; chez ces derniers, la vitellogénèse débute ; dans certains cas, elle

.../...

peut être plus ou moins avancée ; Les ovocytes peuvent atteindre des tailles comprises entre 100 et 300 μ de diamètre ; Chez ces parasites, on note également un début très net d'accumulation de tissu adipeux.

- Animaux à morphologie typique femelle :

- Les individus qui ont subi la mue d'inversion sexuelle vont présenter la morphologie générale typique de la phase sexuelle femelle. Dès le premier stade, c'est à dire pour des tailles comprises entre 20 et 27 millimètres, les animaux présentent déjà les caractéristiques physiologiques correspondantes ; Ce stade peut être raisonnablement homologué à un stade de puberté femelle, puisque c'est durant cette période que les premiers individus gravides vont faire leur apparition ; En effet, les plus petits individus en état de gravidité que nous ayons pu récolter mesuraient 20 millimètres environ de longueur totale.

MONTALENTI, pour les animaux qui présentent la morphologie générale typique femelle et dont les tailles sont comprises entre 21 et 28 millimètres (MONTALENTI, 1941), avait précisé l'existence d'un stade "Femelle vierge". Les résultats que nous avons obtenus, et en particulier les possibilités de reproduction que présentent déjà les parasites de ce stade, ne nous permettent pas de témoigner en faveur de l'opinion de l'auteur précité. Le stade correspondant est plutôt un stade de puberté femelle.

Notons que chez ces animaux, l'activité spermatogénétique est décrite mais inexistante et que les urnes testiculaires sont plus ou moins réduites mais encore visibles ; le canal défèrent et le canal paraovarique, souvent très réduits, ne contiennent plus de spermatozoïdes ; par contre, la vésicule séminale est encore bien développée, de diamètre important ; elle est remplie de spermatozoïdes. Les appendices copulateurs mâles sont encore présents, mais réduits, chez les individus au stade de puberté femelle qui n'ont pas encore pondu ; Ils disparaissent dès la première mue parturienne qui libère les premiers oostégites.

Enfin, chez ces parasites, les cycles successifs de pontes et vitellogénèse sont conformes au schéma général déjà observé chez les autres Cy-

mothoadiens.

- Au cours du stade suivant que nous avons défini comme correspondant à un stade de prolongation de la puberté femelle, la partie mâle des gonades va poursuivre son involution. Les utricules testiculaires vont encore se réduire ; ils n'apparaîtront souvent que sous forme de fins tractus cellulaires ; Par la suite, ils finiront par n'être plus visibles. Ces animaux, qui présentent toujours la morphologie typique de la phase sexuelle femelle, offrent des tailles comprises entre 27 et 49 millimètres environ et une évolution de la partie femelle des gonades sensiblement identique à celle caractérisant les animaux du stade précédent.

- o -

Chez Anilocra physodes (L.) par conséquent, l'étude de l'évolution des gonades témoigne (comme dans le cas des autres Cymothoadiens étudiés) en faveur de la réalité des étapes définies par l'étude de l'accroissement en largeur. Elle nous permet d'affirmer l'existence, chez cette espèce, et au cours du développement postlarvaire, de quatre stades distincts :

Phase sexuelle mâle	}	- Individus de 10 à 19 millimètres	Les animaux sont au stade de puberté mâle.
		- Individus de 19 à 32 millimètres	Les animaux sont au stade de prolongation de la puberté mâle.
Phase sexuelle femelle	}	- Individus de 20 à 27 millimètres	Les animaux sont au stade de puberté femelle.
		- Individus de 27 à 49 millimètres	Les animaux sont au stade de prolongation de la puberté femelle.

.../...

8) - Croissance en longueur des endopodites des pléopodes II :

Dans le cas de l'étude de la croissance en largeur, comme dans celui de l'évolution des gonades, nous avons précisé que les ressemblances étaient nettes entre les deux espèces Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.). Il en est de même dans le cas de l'étude des variations concomitantes au niveau de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la seconde paire.

Comme pour l'espèce Mothocya epimerica Costa, l'évolution postlarvaire générale de ces animaux est accompagnée de variations morphologiques au niveau de ces appendices, variations qui rendent compte d'un certain nombre de modifications physiologiques. En particulier, elles fournissent des renseignements intéressants pour la compréhension de l'évolution des possibilités natatoires.

Chez Anilocra physodes (L.), durant le stade Pullus secundus, les pléopodes de la seconde paire montrent respectivement une rangée de six retinacles d'accrochage des pléopodes symétriques et une frange continue de soies bien développées, au niveau du bord distal et à mi-hauteur des exopodites et endopodites. On retrouve d'ailleurs une bordure identique au niveau du pléotelson et des uropodes avec, dans le cas de l'exopodite de ces derniers, une soie épine distale supplémentaire.

Au cours du développement ultérieur, l'évolution de ces formations sera sensiblement conforme à celle que nous avons déjà observée dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa.

Au cours du stade de puberté mâle, la frange de soies distales va regresser, alors que les rétinacles persisteront encore, identiques à ceux du stade précédent. Ce phénomène témoigne en faveur des résultats déjà précisés et rend compte de la persistance, chez ces animaux, des possibilités de nage. C'est durant le stade de prolongation de la puberté mâle que les restes de la frange de soies distales vont disparaître, alors que les rétinacles seront encore présents ; toutefois, pour les animaux les plus

.../...

- PHOTOGRAPHIE 19 -

MUE DE PUBERTE FEMELLE OU D'INVERSION SEXUELLE CHEZ ANILOCRA physodes (L.).

- L'animal a déjà subi la demi exuviation postérieure et vient de subir la demi mue antérieure.

La différence relativement énorme en largeur entre la partie postérieure et la partie antérieure est bien visible.



19

grands, ils vont déjà présenter des phénomènes de regression, en particulier en ce qui concerne la taille et le développement des crochets terminaux. On sait que ces individus sont encore capables de se déplacer activement sur le fond. La regression de ces formations est encore plus nette dès le début de la phase sexuelle femelle. A ce moment et passée la mue d'inversion du sexe, les rétinacles sont très réduits, ne possèdent plus de crochets terminaux et n'atteignent plus leurs symétriques. Corrélativement, on sait que ces animaux se caractérisent par une stabilité nette de fixation. Chez les plus gros, ces formations finiront généralement par disparaître.

Comme pour Mothocya epimerica Costa également, on peut remarquer que cette involution, au niveau de certains processus dépendant des pléopodes, est accompagnée de variations concomitantes des aesthetascs des antennules et des épines des péréiopodes. De la même façon, comparée aux résultats obtenus chez les Cymothoadiens buccaux, l'involution de ces formations est bien moins précoce chez Anilocra physodes (L.).

S'associant à ces modifications, il existe également une évolution de la taille des pléopodes, qui peut être mise en évidence au niveau de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la seconde paire. Les résultats correspondants, obtenus à partir d'une étude de la croissance relative de ces formations, témoignent de la validité des étapes précédemment définies.

En effet, l'établissement de la courbe de regression correspondante montre une analogie étroite avec celle concernant plus particulièrement la croissance en largeur ; de la même façon, quatre lois distinctes de croissance se succèdent au cours de l'évolution postlarvaire d' Anilocra physodes (L.) ; En coordonnées logarithmiques, elles se traduisent par quatre segments de droite dont les pentes et les ordonnées à l'origine ont été calculées, et qui sont séparées, deux à deux, par une discontinuité importante qui correspond à l'inversion du sexe. Les deux premières lois de croissance correspondent aux animaux en phase sexuelle mâle et les deux segments de droite correspondants sont reliés au niveau d'un point anguleux;

.../...

les deux autres concernent les individus en phase sexuelle femelle et sont également réunis au niveau d'un point anguleux :

- Individus en phase sexuelle mâle :

- Une première loi de croissance correspond aux animaux qui, parcourant le stade de puberté mâle, offrent des tailles qui sont comprises entre 10 et 19 millimètres. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,901$, d'indice à l'origine $B = -0,727$, et d'équation $Y = 0,901 X - 0,727$; Ce dernier rend compte de l'existence, durant ce stade, d'une croissance allométrique minorante qui est à rapprocher de l'allométrie plus faible, mais de même type, correspondant à l'accroissement en largeur.

- Relative au stade prolongation de la puberté mâle , et par conséquent aux parasites dont les tailles sont comprises entre 19 et 32 millimètres, la seconde loi de croissance rend compte, par rapport à la précédente, d'une augmentation du taux correspondant. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,105$, d'indice à l'origine $B = -1,000$ et d'équation $Y = 1,105 X - 1,000$; elle met en évidence l'existence d'une croissance allométrique majorante, qui s'oppose à la précédente.

- o -

Durant les deux stades sexuels, puberté mâle et prolongation de la puberté mâle, il y a donc analogie nette entre les résultats obtenus concernant respectivement la croissance en largeur et la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la seconde paire. Dans les deux cas, le deuxième stade est marqué par une augmentation du taux de croissance correspondant.

- Individus en phase sexuelle femelle :

.../...

- La troisième loi de croissance correspond aux individus qui, ayant subi la mue d'inversion du sexe, présentent la morphologie typique de la phase sexuelle femelle, et dont les tailles sont comprises entre 20 et 27 millimètres. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,309$, d'ordonnée à l'origine $B = -1,205$, et d'équation $Y = 1,309 X - 1,205$. Elle met en évidence l'existence d'une croissance allométrique nettement majorante, qui est homologable à la croissance en largeur.

- Correspondant aux parasites en phase sexuelle femelle dont les tailles sont comprises entre 27 et 49 millimètres et qui par conséquent, parcourent le stade que nous avons défini comme correspondant à une prolongation de la puberté femelle, la loi de croissance suivante met en évidence, par rapport à la précédente, un affaiblissement sensible du taux de croissance. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,231$, d'ordonnée à l'origine $B = -1,092$, et d'équation $Y = 1,231 X - 1,092$, et rend compte de l'existence d'une croissance allométrique encore nettement majorante.

- o -

Dans le cas des individus en phase sexuelle femelle, il y a donc également analogie entre les résultats obtenus par l'étude des croissances relatives de la largeur maximale du corps et de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la seconde paire. Dans les deux cas, l'inversion sexuelle se traduit par une augmentation des taux de croissance correspondants ; au contraire, le passage du stade de puberté femelle au stade "prolongation de la puberté femelle" se traduira par un abaissement des taux de croissance.

8) - Evolution des appendix masculina :

.../...

Nous avons déjà précisé (TRILLES, 1964) que chez Anilocra physodes (L.), comme chez Mothocya epimerica Costa, les appendix masculina ne disparaissent pas complètement au cours de l'inversion sexuelle, mais qu'ils persistent pendant un temps variable suivant les individus, durant la phase sexuelle femelle. Chez les deux espèces précitées, nous venons de voir que l'évolution générale postlarvaire est sensiblement identique ; il en est de même de l'évolution des appendix masculina.

Jusqu'à la taille de 10 millimètres environ, ces appendices resteront rudimentaires ; au delà, ils vont se développer nettement chez les individus dont les tailles sont comprises entre 10 et 19 millimètres. Au delà de la taille critique de 19 millimètres environ et chez les individus dont les tailles sont comprises entre 19 et 32 millimètres, le taux de croissance relative en longueur de ces appendices va faiblir, ce qui témoigne du passage à un stade^{de} prolongation de la puberté mâle. A la suite de la mue d'inversion sexuelle ou de puberté femelle, les appendix masculina ne disparaissent pas, mais durant la phase sexuelle femelle, ils vont persister jusqu'à des tailles variables suivant les individus ; toutefois, ils finiront toujours par disparaître. Comme dans le cas de Mothocya epimerica Costa, les modalités et les causes de cette persistance irrégulière sont attribuables à l'étalement sur plusieurs tailles successives des possibilités d'inversion du sexe ; en effet, ce phénomène peut se produire pour des animaux dont les tailles avoisinent 19 à 20 millimètres, et être encore réalisable chez les parasites dont les longueurs totales atteignent 29 à 30 millimètres environ.

La construction du diagramme de dispersion, ainsi que de la courbe de regression correspondante, rend bien compte, comme dans le cas de l'espèce Mothocya epimerica Costa, de cette évolution particulière des appendix masculina au cours du développement postlarvaire. Elles mettent en lumière l'existence de lois distinctes de croissance suivant les stades sexuels, et plus particulièrement durant la phase sexuelle mâle ; Ces lois de croissance se traduisent, en coordonnées logarithmiques, par des segments de droite dont les pentes, les ordonnées à l'origine et les équations ont été déterminées.

- Individus en phase sexuelle mâle :

- Les appendix masculina, qui restent rudimentaires jusqu'à des tailles avoisinant 10 millimètres pour la longueur totale des animaux, vont se développer nettement chez les parasites dont les tailles sont comprises entre 10 et 19 millimètres. La première loi de croissance correspondante se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,081$, d'ordonnée à l'origine $B = -1,042$, et d'équation $Y = 1,081 X - 1,042$; ceci met en évidence l'existence d'une croissance allométrique légèrement majorante, ce qui n'est pas pour étonner chez des individus au stade de puberté mâle. Durant ce stade, les appendix masculina croissent relativement plus vite que la longueur totale du corps.

- La loi de croissance suivante concerne les individus au stade "prolongation de la puberté mâle", dont les tailles sont par conséquent comprises entre 19 et 32 millimètres environ. En coordonnées logarithmiques, elle se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 0,811$, d'indice à l'origine $B = -0,667$, et d'équation $Y = 0,811 X - 0,667$; Par conséquent, à partir de la taille de 19 millimètres, on remarque l'existence d'une croissance allométrique minorante, qui s'opposant à la croissance du stade précédent, témoigne en faveur de la validité du stade de prolongation de la puberté mâle que nous avons défini.

- Evolution ultérieure :

A la suite de l'inversion du sexe, la regression des appendix masculina va s'accroître. Les modalités particulières de leur disparition, et en particulier son irrégularité, sont analogues à ce que nous avons observé chez Mothocya epimerica Costa. Les modalités en sont sensiblement identiques chez Anilocra frontalis Milne Edwards (LEGRAND, 1952). Si, en particulier, on compare les diagrammes de dispersion correspondant à l'évolution des appendix masculina chez Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), on s'aperçoit qu'ils sont sensiblement superposables.

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
EN LONGUEUR DES APPENDIX MASCULINA CHEZ : ANILOCRA physodes (L.).

1) - Diagramme de dispersion.

2) - Courbe de regression.

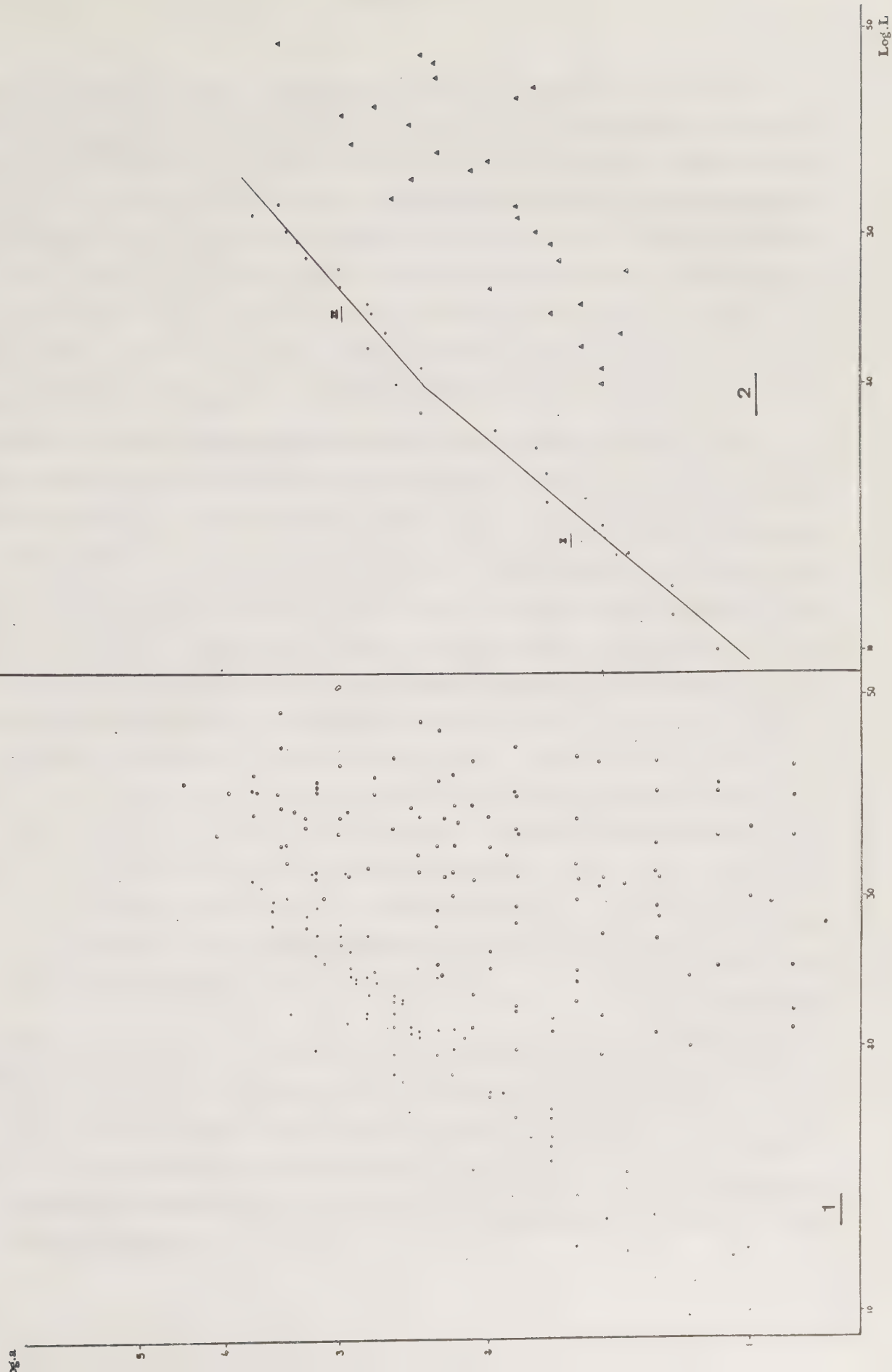
- Abscisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

- Ordonnées : les longueurs des appendix masculina (Coordonnées logarithmiques).

• : phase sexuelle mâle.

▲ : phase sexuelle femelle.

◀ ANILOCRA physodes ▶



En conclusion de cette étude, nous pouvons donc affirmer que l'évolution postlarvaire de l'espèce Anilocra physodes (L.) est, à peu de choses près, identique à celle que nous avons observée chez Mothocya epimerica Costa. Ceci n'est pas pour étonner après maints résultats qui nous ont souvent permis de démontrer certaines similitudes biologiques entre ces deux parasites (nous rappellerons, par exemple, les similitudes qui existent entre ces deux espèces en ce qui concerne les possibilités de nage). Nous pouvons résumer les modalités de l'évolution postlarvaire de l'espèce Anilocra physodes (L.) de la façon suivante :

Chez ce Cymothoadien, comme chez Mothocya epimerica Costa, quatre stades évolutifs distincts sont discernables au cours de l'évolution postlarvaire ; deux concernent la phase sexuelle mâle ; ce sont respectivement les stades de puberté mâle et de prolongation de la puberté mâle ; les deux autres correspondent à la phase sexuelle femelle et plus particulièrement aux deux stades de puberté femelle et de prolongation de la puberté femelle. De la même façon, comme pour Mothocya epimerica Costa, le passage de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle est réalisée en une seule mue, qui a par conséquent la signification d'une mue de puberté femelle.

Dans le cas particulier de l'évolution des appendix masculina, au cours des deux ~~stades~~ précédant l'inversion sexuelle, nous avons observé une analogie nette, entre ces deux parasites, analogie qui rend bien compte de l'homologation du deuxième stade à un stade de prolongation de la puberté mâle ; dans les deux cas, le passage de l'un à l'autre de ces deux stades se traduit par un abaissement du taux de croissance de ces appendices.

Au contraire, dans le cas de l'accroissement en largeur, nous avons mis en évidence une différence nette entre l'évolution de ces deux Cymothoadiens et plus particulièrement durant la phase sexuelle mâle. Dans l'ensemble, ces évolutions sont identiques avec succession des deux stades précédemment définis ; une différence nette apparaît cependant quand on examine en détail la succession des taux de croissance : En effet, chez

Mothocya epimerica Costa, le passage du stade de puberté mâle au stade de prolongation de la puberté mâle se traduit, au niveau de la largeur maximale du corps, par un abaissement du taux de croissance ; cette même évolution correspond au contraire, chez Anilocra physodes (L.) , à une augmentation nette du taux de croissance en largeur. Ceci n'est également pas pour surprendre quand on connaît les caractéristiques de ces deux espèces et la tendance à la féminisation caractérisant le stade de prolongation de la puberté mâle. Chez Mothocya epimerica Costa, dont les variations de taille ne sont pas énormes, la préparation à l'inversion du sexe se traduit durant le stade de prolongation de la puberté mâle, et exception faite des processus évolutifs intervenant au niveau des gonades, par une accumulation de tissu adipeux au niveau de la face sternale ; on sait d'ailleurs que c'est la proéminence relativement énorme de la face sternale qui constitue l'une des principales caractéristiques des individus en phase sexuelle femelle de cette espèce. Chez Anilocra physodes (L.) au contraire, les variations en largeur sont importantes entre les animaux en phase mâle et les animaux en phase femelle ; il est normal que durant le stade de prolongation de la puberté mâle, la préparation à l'inversion sexuelle se traduise, chez cette espèce, par une première augmentation importante du taux de croissance en largeur.

* * * *

b) - NEROCILA Orbignyi Schioedte et Meinert :

Avec l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, nous nous trouvons toujours, comme dans le cas de l'espèce Anilocra physodes (L.), en présence d'un Cymothoadien qui doit être rangé dans la catégorie écologique des "parasites de surface". Rappelons à ce titre qu'il s'agit d'un Cymothoadien parasite sur les nageoires et plus particulièrement la nageoire caudale des poissons Mugilidae et qu'il ne faut pas confondre avec l'espèce très voisine Nerocila bivittata Risso, parasite des poissons Labridae.

.../...

Faisant partie de la même catégorie écologique que l'espèce Anilocra phytodes (L.), ce parasite s'en distingue par un certain nombre de caractéristiques biologiques que nous avons déjà précisées et qui font qu'il était du plus haut intérêt d'essayer d'éclaircir les modalités de l'évolution postlarvaire de ce Cymothodien. Rappelons, par exemple, que c'est chez les représentants de cette espèce que l'on observe les possibilités natatoires les plus étendues ; d'autre part, ce sont ces parasites qui présentent les possibilités les plus grandes de fixation et de migration ; enfin, il est également utile de rappeler que dans le cas des individus appartenant à cette espèce, l'existence de couples réels n'a pas pu être reconnue ; Ajoutons à cela que chez cette espèce, comme nous l'avons déjà précisé (TRILLES, 1964), les appendix masculina persistent durant toute l'existence des individus.

Toutes ces observations laissaient présager l'existence d'une évolution postlarvaire particulière, qu'il était intéressant d'essayer d'éclaircir ; d'ailleurs, cela était d'autant plus intéressant qu'il s'agit d'un représentant du genre Nerocila Leach, genre qui, à tous points de vue, n'a pratiquement pas été étudié jusqu'à présent.

Pour cela, nous avons employé les mêmes critères que pour l'étude des modalités de l'évolution postlarvaire des parasites précités. Nous les examinerons successivement.

α) - Croissance en largeur :

Chez ce parasite, au cours du développement postlarvaire, on peut se rendre compte de l'existence d'un certain nombre d'évolutions concomitantes, dans la morphologie générale du corps en particulier, d'où il résulte des différences entre les individus en phase mâle et en phase femelle. Ainsi, rappelons par exemple que les individus en phase sexuelle femelle de cette espèce se distinguent des individus en phase sexuelle mâle par l'existence, chez les premiers, de prolongements latéro-postérieurs aigus de la plupart des péréionites. Conjointement à de telles modifications, il est des variations que l'on peut observer en ce qui concerne la largeur maximale du corps (bien que chez ces parasites elles soient assez graduelles).

L'observation de ces dernières permet de se rendre compte empiriquement de l'existence, chez Nerocila orbignyi Schioedte et Meinert, d'une évolution qui tend à rappeler celle déjà rencontrée chez les espèces buccales, Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso). On se rend ainsi très bien compte que le passage (et en particulier dans le cas de la morphologie externe générale) de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle est graduel ; on peut reconnaître, de la même façon, l'existence d'un type d'individus qui, de ce point de vue, sont intermédiaires entre les individus en phase mâle et les individus en phase femelle ; les résultats d'élevage viennent d'ailleurs confirmer cette homologation.

D'ailleurs, la construction du diagramme de dispersion, correspondant à l'accroissement de la largeur maximale du corps, rend très bien compte des modalités de ce type d'évolution et des quelques caractéristiques qui peuvent être distinguées par l'observation directe. Si on compare ce diagramme à tous ceux que nous avons étudiés jusqu'à présent, on s'aperçoit qu'il se rapproche des diagrammes que nous avons obtenus dans le cas des Cymothoadiens buccaux et que par contre, il se différencie nettement de ceux correspondant aux deux parasites Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.). Comme dans le cas des premiers, la croissance en largeur, qui traduit d'une manière concrète l'évolution postlarvaire d'une espèce, est progressive chez les parasites appartenant à l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert ; en particulier, au cours du développement postlarvaire de ce Cymothoadien, on ne remarque pas de discontinuités, comme c'est la règle chez Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.).

Au contraire, nous avons adjoint au diagramme de dispersion concernant l'évolution postlarvaire, quelques points représentatifs des individus au stade de prépuberté mâle (points représentatifs compris entre 7 et 10 millimètres pour la longueur totale), pour montrer l'existence d'un point critique (correspondant à une discontinuité) marquant le passage du stade de prépuberté mâle au stade suivant. Nous verrons que cette discontinuité est surtout nette quand on étudie la croissance des appendix masculina.

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
RELATIVE EN LARGEUR CHEZ : NEROCILA Orbignyi Schioedte et Meinert.

1) - Diagramme de dispersion.

2) - Courbe de regression.

- Abscisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

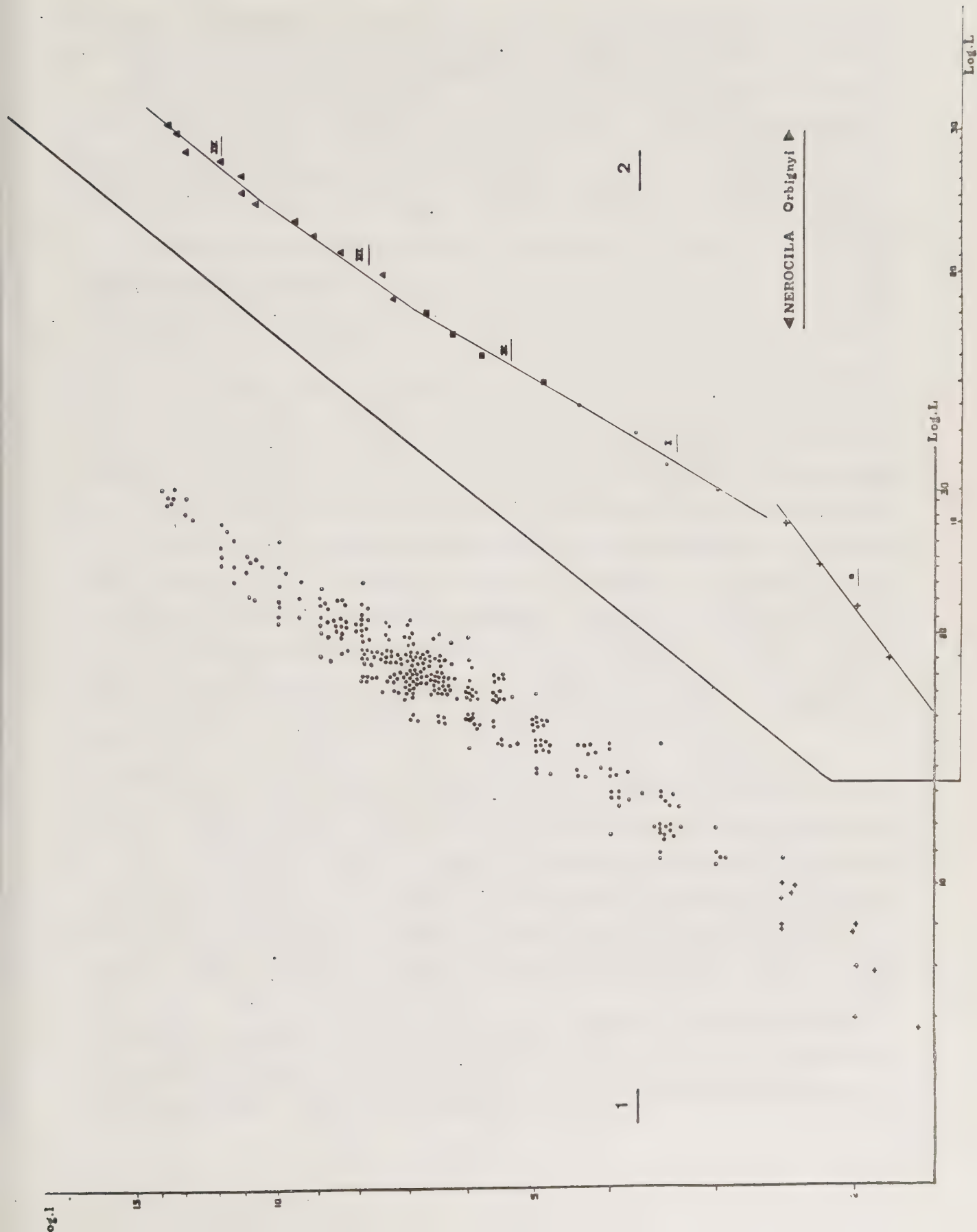
- Ordonnées : Les largeurs maximales (Coordonnées logarithmiques).

+: Stade de prépuberté mâle.

• : Phase sexuelle mâle.

■ : Stade de transition.

▲ : Phase sexuelle femelle.



C'est d'ailleurs un résultat sensiblement analogue que LEGRAND a obtenu dans le cas de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards ; chez cette dernière, le point critique correspondant au passage de la prépuberté à la puberté mâle se situe pour des tailles avoisinant 7,5 millimètres.

Chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, aux individus au stade de prépuberté mâle correspond (en ce qui concerne la croissance en largeur et en coordonnées logarithmiques) un segment de droite de pente $\alpha = 0,865$, d'indice à l'origine $B = -0,475$, et d'équation $Y = 0,865 X - 0,475$, ce qui rend compte de l'existence d'une croissance allométrique minorante ; de fait, ces individus présentent une allure très élancée.

La construction de la courbe de régression, correspondant à la croissance en largeur au cours de l'évolution postlarvaire, met en évidence, chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, l'existence de quatre étapes distinctes, étapes traduites en coordonnées logarithmiques par des segments de droite numérotés de 1 à 4 et dont les pentes et les ordonnées à l'origine ont été calculées. L'évolution postlarvaire étant très progressive, les segments de droite correspondants sont reliés les uns aux autres par trois points anguleux et ne présentent pas de discontinuités ; les points anguleux, qui marquent le passage d'une loi de croissance à une autre, correspondent respectivement et approximativement aux longueurs totales 14 millimètres, 19 millimètres et 24 millimètres.

- La première loi de croissance en largeur correspond aux parasites dont les tailles sont comprises entre 10 et 14 millimètres. Ceux-ci présentent la morphologie générale typique de la phase sexuelle mâle. En particulier, rappelons que chez ces animaux, le corps est oblong, assez allongé ; la plus grande largeur se situe au niveau du 5° péréionite. En outre, précisons que chez ces individus, seuls les angles latéro-postérieurs des deux derniers péréionites sont très légèrement acuminés (6° et 7°).

Cette première loi de croissance se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,656$, d'indice à l'origine $B = -1,246$ et d'équation $Y = 1,656 X - 1,246$. Elle montre l'existence d'une

croissance allométrique nettement majorante. Corrélativement, on constate que les individus, qui au stade de prépuberté mâle en particulier présentent une allure très élancée (avec les bords latéraux du corps sensiblement parallèles), dès la taille de 10 millimètres, vont voir leur morphologie générale varier assez nettement, par suite justement d'une élévation du taux de croissance en largeur ; la forme du corps sera alors oblongue.

- La loi de croissance suivante correspond aux individus de tailles supérieures à 14 millimètres et dont les valeurs de la longueur totale du corps sont comprises entre 14/15 et 19 millimètres. En ce qui concerne la morphologie générale, ces animaux ne sont pas bien différents des précédents, si ce n'est que l'on peut constater empiriquement un accroissement relatif de la largeur maximale ; les prolongements au niveau des bords latéro-postérieurs des derniers péréionites commencent déjà, chez certains individus, à augmenter légèrement en taille, ce qui rapproche ces parasites de la morphologie générale typique de la phase sexuelle femelle.

En coordonnées logarithmiques, cette loi de croissance se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 1,685$, d'indice à l'origine $B = -1,274$, et d'équation $Y = 1,685 X - 1,274$. Elle met en lumière l'existence d'une croissance allométrique toujours majorante, dont le taux est très légèrement supérieur au précédent ; par conséquent, elle rend compte des observations "in natura" indiquant, comme nous l'avons dit, un léger accroissement en largeur par rapport aux parasites précédents.

- A partir de la taille moyenne de 19 millimètres, les parasites présentent généralement la morphologie typique femelle. Chez ces animaux, le corps est ovalaire et la plus grande largeur correspond au cinquième ou sixième péréionite ; la répartition des longueurs respectives des segments du péréion est sensiblement identique à celle des individus précédents, à savoir : c'est le premier péréionite libre qui est le plus long et au delà, les tailles respectives des segments suivants augmentent progressivement. Au contraire, ce sont les prolongements latéro-postérieurs très développés au niveau de la plupart des péréionites, et plus particulièrement des trois derniers, qui caractérisent nettement ces animaux.

.../...

Nous n'insisterons pas davantage sur ces aspects morphologiques qui sont détaillés dans la partie systématique de notre étude sur les Cymothoïdae.

Durant ce stade, la construction de la courbe de regression, correspondant à l'accroissement en largeur, met en évidence l'existence d'une nouvelle loi distincte de croissance, marquée par un affaiblissement du taux précédent. Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,541$, d'indice à l'origine $B = -1,104$ et d'équation $Y = 1,541 X - 1,104$, ce qui rend compte de l'existence d'une croissance en largeur allométrique majorante ; le léger affaiblissement du taux de croissance, par rapport aux deux précédents, montre bien que chez cette espèce la croissance est très progressive.

- Le dernier stade concerne les parasites qui, présentant toujours l'aspect général de la phase sexuelle femelle, offrent des tailles qui sont comprises entre 24 et 30 millimètres. Chez ceux-ci, la croissance en largeur se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,194$, d'indice à l'origine $B = -0,625$, et d'équation $Y = 1,194 X - 0,625$. Ceci met en lumière l'existence d'une croissance allométrique en largeur toujours majorante et rend compte, toutefois, d'un affaiblissement par rapport au taux précédent.

- o -

L'étude biométrique de la croissance en largeur chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, complétant les observations que l'on peut réaliser "in natura" et au cours d'élevages, permet de distinguer, au cours de l'évolution postlarvaire de ce parasite, quatre stades successifs distincts représentés, en coordonnées logarithmiques, par quatre segments de droite dont les pentes ont été définies ; Ils correspondent respectivement à des animaux de tailles croissantes, comprises entre :

- 10 et 14 millimètres.
- 14 et 19 millimètres.

.../...

- 19 à 24 millimètres.
- 24 et 30 millimètres.

Le premier de ces stades (individus dont les tailles sont comprises entre 10 et 14 millimètres), suivant immédiatement le stade de prépuberté mâle, peut être considéré à priori comme correspondant au stade typique de puberté mâle. Dans le cas des deux derniers, les animaux concernés (dont les tailles sont respectivement comprises entre 19 et 24 millimètres d'une part, entre 24 et 30 millimètres d'autre part) présentent les caractéristiques générales typiques de la phase sexuelle femelle ; on peut donc supposer, après les résultats obtenus chez les autres espèces examinées, que ces deux stades correspondent respectivement, le premier à un stade de puberté femelle et le second à un stade de prolongation de la puberté femelle ; d'ailleurs, les plus petits individus au stade femelle gravides que nous ayons récoltés mesuraient précisément 19 millimètres de longueur totale environ.

Pour un seul des quatre stades définis, il est impossible de connaître, à priori, la véritable signification physiologique ; de par sa position même, intermédiaire entre le stade qui correspond assurément à un stade de puberté mâle et la phase sexuelle femelle, il occupe la position d'un stade de transition. A-t-il, en même temps, la signification physiologique d'un stade de prolongation de la puberté mâle ? C'est en particulier l'étude de l'évolution physiologique au niveau des appareils génitaux qui nous permet d'apporter une réponse satisfaisante à cette question.

3) - Evolution des appareils génitaux :

Chez ce parasite, l'évolution postlarvaire des appareils génitaux a déjà fait l'objet d'une publication préliminaire (TRILLES, 1963). Par conséquent, nous passerons rapidement sur cette question.

Rappelons qu'au stade pullus secundus, à la sortie du marsupium, ces parasites présentent un état physiologique conforme au schéma général existant chez les autres Cymothoadiens. En effet, ces individus possèdent déjà

.../...

une gonade bien différenciée ; les trois utricules testiculaires sont déjà discernables, mais à l'intérieur nous n'avons observé aucune spermatogénèse et celle-ci va débiter faiblement durant le stade de prépuberté mâle ; la partie ovarienne de la gonade est réduite ; les conduits génitaux ne sont pas achevés, mais on peut déjà apercevoir une toute première ébauche d'oviducte ; il existe également un tractus correspondant au péréionite VI et un conduit qui n'est autre qu'une première ébauche de canal défèrent.

- Individus de 10 à 14 millimètres :

Chez ces animaux, l'activité spermatogénétique est intense dans les six utricules testiculaires ; la partie ovarienne de la gonade est réduite et la vitellogénèse n'a pas débuté ; les plus gros ovocytes mesurent environ 40 μ de diamètre ; Au contraire, la lumière des urnes testiculaires est relativement grande, bourrée de cellules germinales mâles à différents stades ; elle peut atteindre de 150 à 160 μ de diamètre ; l'oviducte ne débouche pas à l'extérieur, mais exactement sous la couche cuticulaire sternale ; le canal défèrent, rempli de spermatozoïdes, débouche à l'extérieur ; La vésicule séminale est bien développée et les appendices copulateurs également.

Par conséquent, les observations consignées ci-dessus témoignent en faveur de l'homologation du stade correspondant à un stade de puberté mâle.

- Individus de 14 à 19 millimètres :

Chez ces individus, l'étude de l'état physiologique montre une évolution vers l'état femelle, allant de pair avec l'évolution de la morphologie générale externe.

Chez les plus petits parmi ces animaux, pour des tailles voisines de 15 millimètres, on remarque que l'activité spermatogénétique, parfois, encore existante, commence cependant à se ralentir. Les cellules germinales mâles sont moins nombreuses et, par conséquent, moins tassées dans la lumière des utricules ; corrélativement, les urnes testiculaires diminuent

de taille et se fripent intensément ; souvent la spermatogénèse apparaît bloquée ; dans de nombreuses cellules germinales, la chromatine n'est plus distincte et les cellules, qui sont certainement en dégénérescence, se colorent uniformément. La partie ovarienne des gonades s'accroît dès le début du stade, mais il n'y a pas encore de vitellogénèse dans les ovocytes ; les plus gros mesurent environ 70 μ de diamètre. L'oviducte débouche à l'extérieur par une incisure bien visible à travers la couche cuticulaire sternale. Le canal défèrent et les appendices copulateurs sont inchangés par rapport au stade précédent.

Chez les animaux de tailles supérieures, les observations sont sensiblement identiques mais indiquent cependant une accentuation nette de l'évolution dans le sens femelle. Ainsi, chez ces parasites dont les tailles sont voisines de 17 millimètres, au niveau des urnes testiculaires, encore visibles mais généralement très fripées, la spermatogénèse se ralentit encore ; en général, elle est pratiquement absente. Parfois, on peut reconnaître encore quelques spermatocytes, mais aussi de nombreux noyaux gigantesques, relativement très gros et granuleux, et dont certains paraissent s'écouler dans la lumière utriculaire. L'ovaire est bien développé, arrondi ou ovalaire, avec de nombreux ovocytes ; les cellules folliculaires sont nombreuses et la vitellogénèse débute dans certains ovocytes ; au début, elle est encore relativement faible ; en général, elle intervient dans une vingtaine d'ovocytes par coupes transversales, en moyenne ; ces derniers mesurent alors de 70 à 90 μ de diamètre. L'oviducte, qui présente une lumière bien nette, s'ouvre à l'extérieur par une incisure fine et très sinueuse à travers la couche cuticulaire sternale. Les canaux déférents sont bien développés et remplis de spermatozoïdes jusqu'à leur extrémité ; ils font saillie à l'extérieur et les appendices copulateurs sont encore bien visibles ; la vésicule séminale est encore relativement énorme.

Ces divers phénomènes, qui traduisent une tendance à l'inversion sexuelle, vont se poursuivre en s'accroissant, jusqu'à la fin du stade correspondant.

.../...

- Individus de 19 à 24 millimètres :

Chez ces animaux, la spermatogénèse est complètement inexistante ; dans les utricules testiculaires très fripés, il n'y a pratiquement plus de cellules germinales mâles, même dégénérées, mais seulement de nombreux noyaux gigantesques très chromophiles et souvent colorables uniformément. Exceptionnellement, chez de rares animaux à ce stade, nous avons observé la présence d'amas de spermatozoïdes au niveau de certains utricules testiculaires (1 seul en général) ; Dans tous les cas cependant, l'activité spermatogénétique est terminée.

Rappelons que c'est à partir de ce stade que les individus présentent la morphologie générale typique de la phase sexuelle femelle ; ils en montrent également l'activité physiologique puisque, dès ce stade, et pour des tailles voisines de 19 millimètres, les premiers individus au stade femelle gestante apparaissent. Les gonades sont des ovaires fonctionnels et l'oviducte s'ouvre à l'extérieur à la base des péréiopodes V. De la partie mâle des gonades, seuls les canaux déférents et les vesicules séminales sont encore bien développées et contiennent des amas de spermatozoïdes ; Les appendices copulateurs sont encore visibles et le canal déférent fait saillie à l'extérieur pendant un certain temps durant la phase sexuelle femelle. Dans les ovaires des individus au stade de puberté femelle qui n'ont pas encore pondu, on remarque également que la vitellogénèse est intense ; les ovocytes sont généralement très gros.

Après une ponte, on remarque les mêmes phénomènes de reprise de la vitellogénèse que ceux que nous avons déjà observés chez les autres espèces.

- Individus de 24 à 30 millimètres :

Pour les animaux de tailles supérieures, les utricules testiculaires regressent encore et finissent par se vider complètement ; d'abord représentés par un simple tractus très fin, ils disparaissent complètement par la suite. L'activité sexuelle femelle se poursuit normalement.

Il faut cependant noter que la regression complète des utricules tes-

ticulaires n'est pas suivie de celle des vésicules séminales qui, bourrées de spermatozoïdes, persistent toujours.

- o -

Chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, l'étude de l'évolution des gonades permet d'attribuer à chacun des stades précédemment définis sa véritable signification physiologique.

Nous venons de préciser que chez les animaux dont les tailles sont comprises entre 10 et 14 millimètres, l'activité des gonades est intense dans le sens mâle ; l'homologation du stade correspondant à un stade de puberté mâle est certaine. Il en est de même pour les deux derniers stades, correspondant aux parasites dont les tailles sont comprises respectivement entre 19 et 24 millimètres d'une part, entre 24 et 30 millimètres d'autre part ; Les glandes génitales de ces animaux sont des ovaires fonctionnels et dès la taille de 19 millimètres les premières pontes font leur apparition. Nous pouvons donc raisonnablement homologuer ces deux stades distincts de la phase sexuelle femelle, le premier à un stade de puberté femelle et le second à un stade de prolongation de la puberté femelle.

Reste à savoir que représente exactement le stade intermédiaire entre le stade de puberté mâle et la phase sexuelle femelle, stade qui correspond aux animaux dont les tailles sont comprises entre 14 et 19 millimètres. L'étude de l'évolution des gonades, chez ces individus, met en évidence une évolution nette vers l'état sexuel femelle ; dans les utricules testiculaires, la spermatogénèse est parfois simplement ralentie, mais le plus souvent inexistante ; par contre, la partie ovarienne des gonades se développe ; on note un début net de l'ovogénèse et la vitellogénèse commence également au niveau de certains ovocytes ; notons également que c'est durant ce stade qu'apparaissent les premières ébauches hypodermiques des oostégites ; A ce sujet, rappelons que ce sont toujours les ébauches des oostégites de la

.../...

cinquième paire qui apparaissent en premier et seules, en général, n'apparaissent durant ce stade que les ébauches des oostégites des trois dernières paires ; souvent d'ailleurs, nous n'avons observé la présence que des ébauches de ceux de la cinquième paire.

Bien que chez ces animaux les appendices copulateurs et les appendix masculina soient encore bien développés, et les canaux déférents et les vésicules séminales pleins de spermatozoïdes (ce qui rend compte de la possibilité de s'accoupler que possèdent encore ces parasites), il semble que l'on ne puisse pas homologuer le stade correspondant à un stade de prolongation de la puberté mâle. Ce stade présente plutôt les caractéristiques générales d'une étape de transition de la phase mâle à la phase sexuelle femelle. C'est d'ailleurs ce que paraît démontrer une comparaison des diagrammes de dispersion et des courbes de regression concernant respectivement cette espèce d'une part, et le Cymothoadien étudié par LEGRAND (1952) (Anilocra frontalis Milne Edwards) d'autre part. La comparaison de ces deux courbes permet de constater ce qui les distingue nettement : outre les variations de détail relatives aux deux espèces, il existe, dans le cas des Anilocres de Roscoff, un stade correspondant à des animaux dont les tailles sont supérieures à 14 millimètres pour la longueur totale et qui, appariés sur les hôtes, conservent les caractéristiques morphologiques et physiologiques de la phase sexuelle mâle ; c'est ce stade que LEGRAND a désigné sous les termes de postpuberté mâle. A part cela, les deux courbes sont sensiblement homologues, même si l'on considère la succession des diverses lois de croissance avec leurs taux caractéristiques ; en particulier, l'étape correspondant chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert aux parasites dont les tailles sont comprises entre 14 et 19 millimètres correspond, plus particulièrement du point de vue de sa signification physiologique, au stade défini par LEGRAND pour les Anilocres dont les tailles sont comprises entre 13,5 et 20 millimètres, c'est-à-dire au stade de transition. L'étape correspondante a donc bien, chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, la valeur et la signification biologique et physiologique d'une étape de transition correspondant à l'inversion du sexe.

.../...

Ce qui conditionne chez Mothocya epimerica Costa, Anilocra physodes (L.) et Anilocra frontalis Milne Edwards, l'existence d'un état particulier, qui correspond à une prolongation du stade de puberté mâle, au delà du point critique où les changements de sexe peuvent commencer à se produire, c'est l'état d'isolement ou d'appariement des individus. Chez ces Cymothoadiens, la perte à partir d'un certain stade de la presque totalité des possibilités natatoires (ainsi que des possibilités qui leurs sont liées d'effectuer des migrations) rend compte, dans une certaine mesure, de la persistance chez certains individus, et au delà du point critique d'inversion sexuelle, des caractéristiques morphologiques et physiologiques de la phase sexuelle mâle.

Chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, les parasites conservent pendant longtemps leurs possibilités de nage et de migration ; de la même façon, nous avons remarqué que la constitution de couples stables n'est jamais réalisée. Ces caractéristiques expliquent l'absence, chez ce parasite, d'un stade particulier de prolongation de la puberté mâle ; Au delà de la taille critique de 14 millimètres environ (des variations individuelles pouvant toujours être mises en évidence), tous les individus vont pouvoir évoluer vers l'état femelle, au cours du stade que nous avons défini comme correspondant à un véritable stade de transition.

Par conséquent, au cours du développement postlarvaire de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, quatre stades distincts se succèdent :

- Un stade de puberté mâle : Animaux de 10 à 14 millimètres.
- Un stade de transition : Animaux de 14 à 19 millimètres.
- Un stade de puberté femelle : Animaux de 19 à 24 millimètres.
- Un stade de prolongation de la puberté femelle : Animaux de 24 à 30 millimètres.

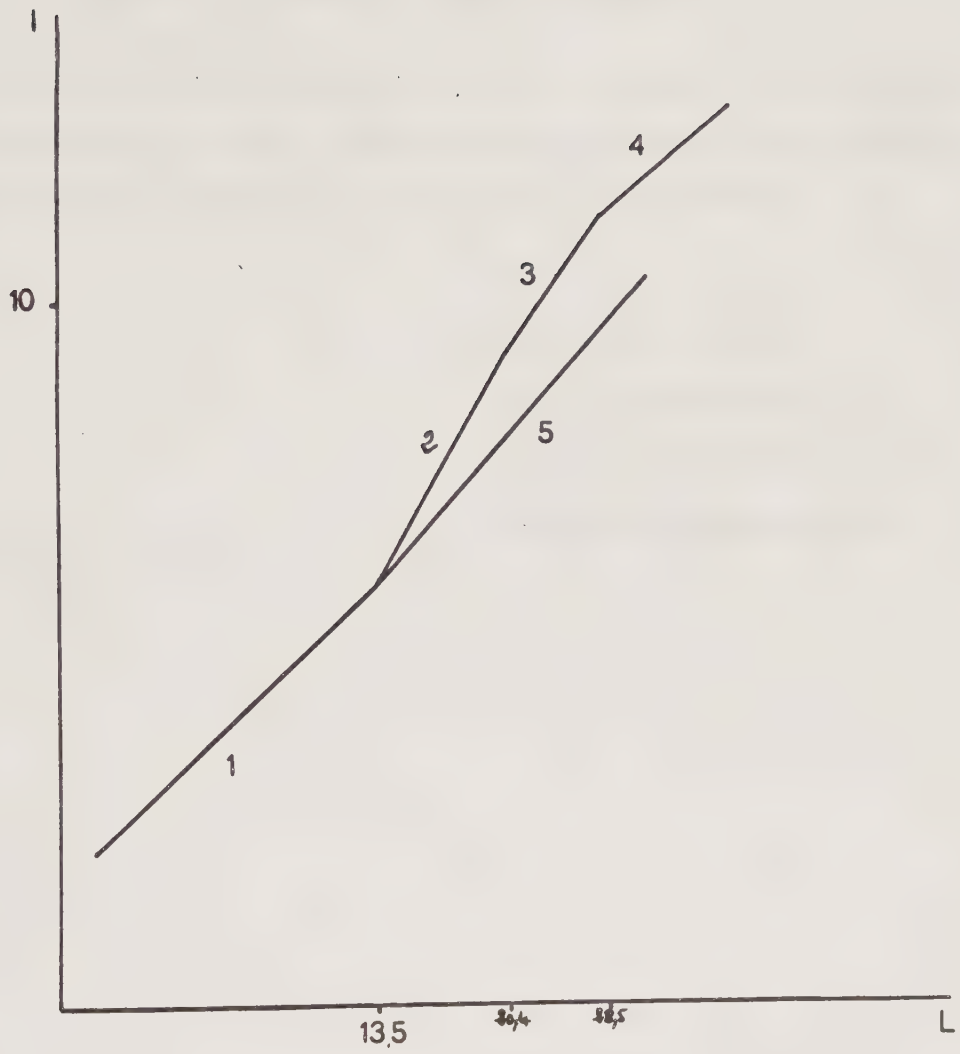
Comme dans le cas des autres Cymothoadiens étudiés, nous avons également examiné les variations de la longueur totale de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire ; les résultats obtenus ne

.../...

COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE RELATIVE EN LARGEUR CHEZ ANI-
LOCRA frontalis Milne Edwards.

D'après LEGRAND (1952).

- Abscisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).
 - Ordonnées : Les largeurs maximales (Coordonnées logarithmiques).
- 1 et 5 : mâles.
3 et 4 : femelles.
2 : animaux "intermédiaires".



COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE RELATIVE EN LONGUEUR DE LA
PARTIE FOLIACEE DES ENDOPODITES DES PLEOPODES DE LA SECONDE PAIRE CHEZ :

ANILOCRA physodes (L.) et

NEROCILA Orbignyi Schioedte et Meinert.

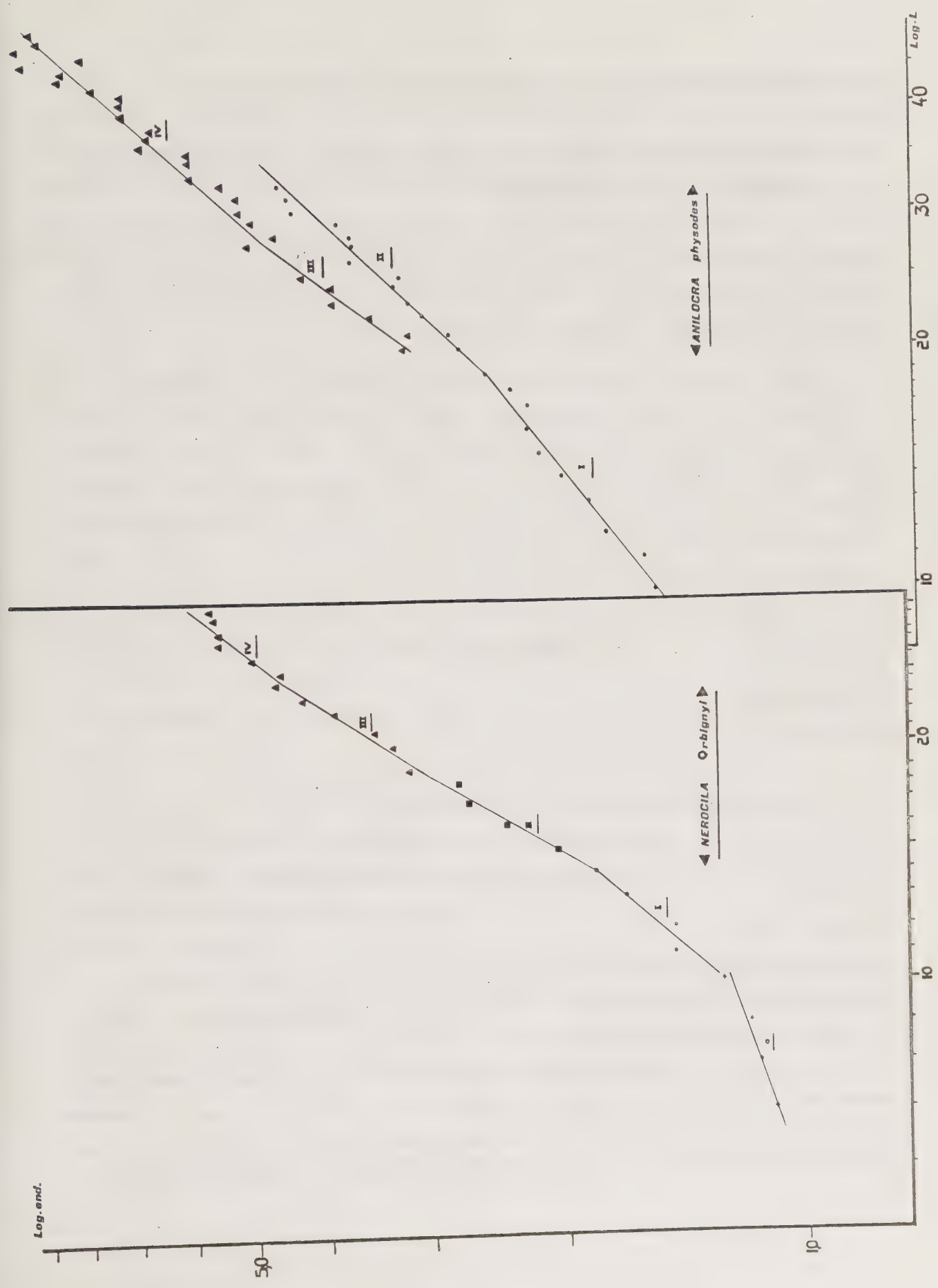
- Abscisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).
- Ordonnées : Les longueurs des parties foliacées des endopodites des pléopodes de la seconde paire (Coordonnées logarithmiques).

+ : Stade de prépuberté mâle.

• : phase sexuelle mâle.

■ : stade de transition.

▲ : Phase sexuelle femelle.



font que témoigner en faveur de la réalité des étapes définies.

τ) - Croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes de la deuxième paire :

Dans le cas de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, les individus au stade Pullus secundus présentent des pléopodes dont les caractéristiques sont sensiblement les mêmes que celles qui concernent les pléopodes des Cymothoadiens précités.

Ainsi, en particulier dans le cas des pléopodes de la seconde paire, on peut noter les caractéristiques suivantes : sur le bord interne des basipodites, on remarque la présence constante d'une rangée de cinq rétinales d'accrochage plumeux et rappelons que ces formations permettent la synchronisation du battement des divers pléopodes ; les deux lames des pléopodes (exopodite et endopodite) présentent, sur leur bord distal et jusqu'au $\frac{2}{3}$ de la hauteur au niveau des bords externes et internes, une rangée continue de soies. Rappelons que cette espèce est caractérisée par la présence d'une bordure de soies bien développées, au niveau du pléotelson et des uropodes, mais également par la présence de deux soies épineuses distales au niveau des exopodites des uropodes et de une seule semblable au niveau des endopodites.

Au cours de l'évolution des individus, ces formations vont subir des modifications qui vont de pair avec des variations en taille. En particulier, la frange de soies des endopodites et exopodites des pléopodes, ainsi que celle du bord distal du pléotelson et des uropodes, va involuer progressivement. Ainsi, au cours de la mue de puberté mâle, une première régression va se manifester et les individus qui parcourent le stade de puberté mâle ne présenteront, au niveau des endopodites des pléopodes (en particulier de ceux de la deuxième paire), qu'une seule rangée de soies le long du bord interne. Au niveau des uropodes, le phénomène est équivalent puisqu'à ce stade les individus ne présentent généralement plus de soies que sur les endopodites et la bordure interne des exopodites. Quant à la frange de soies distales du pléotelson, elle a généralement disparu. Notons que c'est en

.../...

particulier durant ce stade, que les endopodites des uropodes présenteront la forme typique de la phase sexuelle mâle, forme qui se traduit par l'existence d'une dent nette au niveau de l'angle interne distal des endopodites. Rappelons également qu'à ce stade, deux soies épineuses sont visibles au niveau de l'extrémité distale des exopodites et endopodites. Au cours du stade suivant, la régression va s'accroître ; si les individus conservent toujours, dans la majorité des cas, une bordure de soies réduite, en particulier au niveau de la bordure interne des endopodites des pléopodes de la seconde paire et des endopodites des uropodes, ces formations disparaissent complètement des exopodites des uropodes. La forme des endopodites des uropodes évolue également vers la forme typique correspondant à la phase sexuelle femelle ; ceci se traduit par une atténuation de l'indentation distale interne. Au cours du passage au stade suivant, stade de puberté femelle, ces divers phénomènes vont s'accroître et en particulier, les soies vont complètement disparaître de ces divers appendices ; de la même façon, les uropodes acquièrent la morphologie correspondante, caractéristique de la phase sexuelle femelle ; rappelons que durant cette phase, l'indentation des endopodites des uropodes régressera complètement.

L'évolution des rétinacles d'accrochage des pléopodes symétriques sera sensiblement équivalente à celle que nous avons déjà notée pour les deux espèces Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.) ; L'involution de ces formations se manifestera par les mêmes phénomènes, mais elle sera moins précoce ; en général, elle ne sera nette et effective (avec, en particulier, disparition des crochets terminaux) que durant le stade de prolongation de la puberté femelle.

Comme dans les deux cas concernant les deux espèces Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), cette évolution nette au niveau des pléopodes, des uropodes et du pléotelson, est accompagnée de variations concomitantes au niveau des aesthetascs des antennules et des épines des péréopodes.

Ces variations sont également accompagnées d'une évolution en taille

.../...

des endopodites des pléopodes de la deuxième paire, évolution dont l'étude biométrique témoigne encore de la réalité des stades précédemment définis. L'établissement de la courbe de regression correspondante montre une analogie frappante avec celle concernant la croissance en largeur ; En particulier, au cours du développement postlarvaire de ce parasite et dans le cas de la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes II, quatre lois distinctes de croissance sont mises en évidence, lois qui se traduisent par quatre segments de droite dont les pentes et les ordonnées à l'origine ont été calculées ; en outre, ils ne présentent pas entre eux de discontinuité, mais sont réunis au niveau de points anguleux.

Avant d'examiner le développement postlarvaire, remarquons que la croissance des endopodites des pléopodes II se traduit, au cours du stade de prépuberté mâle, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,417$, d'indice à l'origine $B = -0,310$ et d'équation $Y = 0,417 X - 0,310$.

- Durant l'évolution postlarvaire, la première loi de croissance des endopodites correspond aux parasites qui parcourent le stade de puberté mâle, en présentant la morphologie générale typique et l'activité physiologique ; en moyenne, leurs tailles sont comprises entre 10 et 14 millimètres. Cette loi de croissance se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,117$, d'ordonnée à l'origine $B = -1,001$, et d'équation $Y = 1,117 X - 1,001$; elle met en évidence l'existence d'une croissance allométrique nettement majorante, qui est à rapprocher de celle concernant l'évolution de la largeur maximale du corps.

- Cette dernière nous a permis de préciser que le passage, chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, du stade de puberté mâle au stade de transition correspondant aux animaux dont les tailles sont comprises entre 14 et 19 millimètres, se traduit par une légère augmentation du taux de croissance correspondant, ce qui rend compte d'une tendance à l'acquisition de la morphologie générale femelle.

Les résultats obtenus dans le cas de la croissance en longueur des

.../...

endopodites des pléopodes II sont sensiblement homologues. En effet, durant ce deuxième stade postlarvaire, elle se traduit par un segment de droite de pente $\alpha = 1,672$, d'indice à l'origine $B = -1,635$, et d'équation $Y = 1,672 X - 1,635$; ceci rend compte de l'existence d'une croissance allométrique majorante dont le taux est nettement supérieur au précédent.

- La loi de croissance suivante concerne les parasites qui ont subi l'inversion sexuelle et qui présentent alors la morphologie générale typique et l'activité physiologique de la phase sexuelle femelle ; leurs tailles sont alors comprises entre 19 et 24 millimètres.

Elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,469$, d'ordonnée à l'origine $B = -1,363$ et d'équation $Y = 1,469 X - 1,363$; elle met en lumière l'existence d'une croissance allométrique toujours majorante, mais dont le taux est cependant inférieur à celui correspondant aux animaux du stade précédent.

Il existe donc une analogie parfaite entre les résultats obtenus d'une part à la suite d'une étude de la croissance de la largeur maximale du corps et d'autre part, à la suite de celle de la partie foliacée des endopodites des pléopodes II ; dans les deux cas, le passage au stade de puberté femelle est marqué par un abaissement du taux de croissance.

- Nous avons vu que le taux de croissance en largeur, qui s'abaisse lors du passage au stade de puberté femelle, diminue encore au cours de l'évolution vers le stade de prolongation de la puberté femelle (soit pour des animaux qui, conservant la morphologie type et l'activité physiologique de la phase sexuelle femelle, offrent des tailles comprises entre 24 et 30 millimètres environ). Il en est de même dans le cas de la croissance en longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes II ; En effet, la nouvelle loi de croissance correspondant à ces animaux se traduit, par un segment de droite de pente $\alpha = 1,125$, d'indice à l'origine $B = -0,883$ et d'équation $Y = 1,125 X - 0,883$. C'est donc encore une croissance allométrique majorante qui est présente, mais dont le taux est nettement plus fai-

ble que le taux correspondant aux parasites qui parcourent le stade précédent.

- o -

Il y a donc, dans le cas de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert également, une concordance étroite entre les croissances relatives de la largeur maximale du corps et de la longueur de la partie foliacée des endopodites des pléopodes II, ce qui témoigne de la validité des stades définis.

8) - Evolution des appendix masculina :

Comme pour les cinq espèces de Cymothoadiens déjà étudiées, nous avons dans une publication préliminaire (TRILLES, 1964) déjà indiqué les principales modalités de l'évolution des appendix masculina chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

On sait que chez les Cymothoadiens "buccaux", ces formations involuent complètement au cours de l'évolution postlarvaire, dès le stade de passage de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle; chez les parasites "branchiaux" (Mothocya epimerica Costa) et certains parasites "de surface", les appendix masculina ne disparaissent pas complètement au cours du changement de sexe ; ils vont involuer progressivement durant la phase sexuelle femelle ; ils persisteront un certain temps (variable suivant les individus et fonction de la précocité de l'inversion sexuelle), mais finiront toujours par disparaître.

Au contraire, chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, les modalités d'évolution de ces appendices sont nettement différentes. Jusqu'à la taille de 10 millimètres environ, les appendix masculina, déjà visibles, restent cependant rudimentaires ; ils vont se développer nettement au cours du stade de puberté mâle et pour des tailles supérieures à 10 millimètres ;

ce développement va s'accroître chez les animaux dont les tailles sont comprises entre 14 et 19 millimètres environ. Au delà de la taille critique moyenne de 19 millimètres, le taux de croissance de ces formations va s'affaiblir, mais cet amoindrissement ne sera jamais suffisant pour entraîner la disparition complète des appendix masculina durant la phase sexuelle femelle.

L'étude biométrique de l'évolution des appendix masculina chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, et les résultats correspondants, rendent bien compte de ces modalités particulières, en mettant en évidence la succession de plusieurs lois distinctes de croissance.

Au cours du stade de prépuberté mâle, l'évolution de ces appendices est très faible; elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,285$, d'indice à l'origine $B = -0,204$, et d'équation $Y = 0,285 X - 0,204$; c'est dire que l'évolution de ces appendices est alors caractérisée par une croissance allométrique nettement minorante. Nous retrouvons également, dans le cas de cette espèce et lors du passage de la prépuberté mâle au stade de puberté mâle, une importante discontinuité qui est à rapprocher de celle observée, dans les mêmes conditions, par LEGRAND (1952) chez Anilocra frontalis Milne Edwards.

Au delà de la taille moyenne de 10 millimètres marquant le passage à l'évolution postlarvaire, quatre lois distinctes de croissance en longueur des appendix masculina se succèdent, lois qui se traduisent, en coordonnées logarithmiques, par des segments de droite dont les pentes et les ordonnées à l'origine ont été calculées.

- La première loi de croissance postlarvaire des appendix masculina correspond aux parasites qui, parcourant le stade de puberté mâle, offrent des tailles comprises entre 10 et 14 millimètres; elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,670$, d'ordonnée à l'origine $B = -0,512$, et d'équation $Y = 0,670 X - 0,512$, et met en évidence l'existence d'une croissance allométrique minorante, mais dont

.../...

DIAGRAMME DE DISPERSION ET COURBE DE REGRESSION CONCERNANT LA CROISSANCE
RELATIVE EN LONGUEUR DES APPENDIX MASCULINA CHEZ NEROCILA Orbignyi Schioed-
te et Meinert.

1) - Diagramme de dispersion.

2) - Courbe de regression.

- Abscisses : Les longueurs totales (Coordonnées logarithmiques).

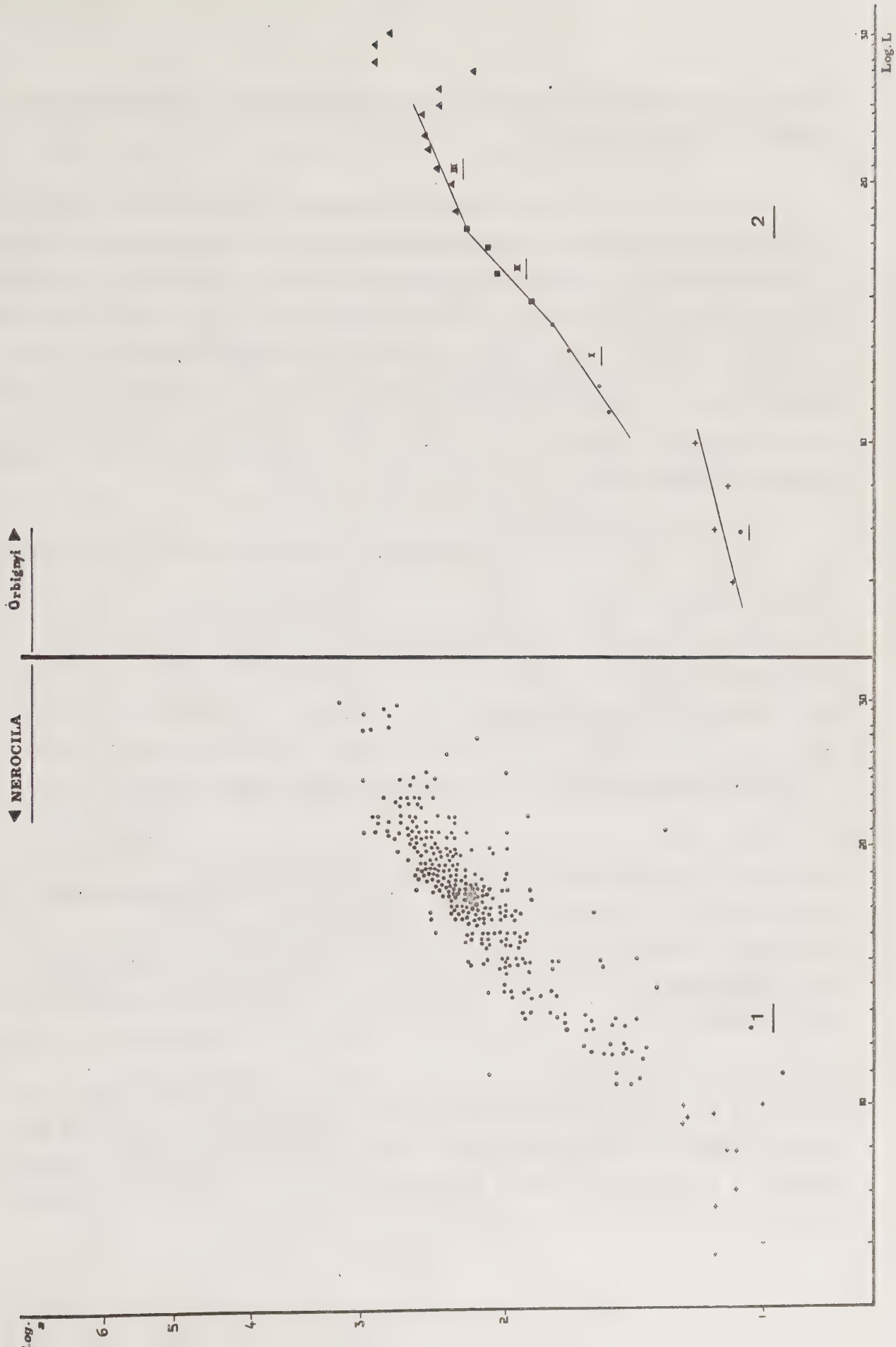
- Ordonnées : Les longueurs des appendix masculina (Coordonnées logarithmiques).

✦ : Stade de prépuberté mâle.

● : Stade de puberté mâle.

■ : Stade de transition.

▲ : Phase sexuelle femelle.



le taux est nettement supérieur à celui caractérisant la croissance des animaux au stade prépubéral.

- La loi de croissance suivante correspond aux animaux qui parcourent le stade de transition de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle et dont les tailles sont comprises, en moyenne, entre 14 et 19 millimètres ; elle se traduit par un nouveau segment de droite de pente $\alpha = 0,806$, d'indice à l'origine $B = -0,664$, et d'équation $Y = 0,806 X - 0,664$; la croissance est toujours minorante, mais de taux supérieur au précédent. Son existence même différencie cette espèce des autres parasites étudiés car elle indique une progression du développement des appendix masculina durant l'étape "intermédiaire".

- La dernière loi de croissance, que l'on puisse définir valablement, correspond aux animaux qui, ayant subi l'inversion sexuelle, présentent des tailles qui sont comprises entre 19 et 24 millimètres et parcourent le stade de puberté femelle ; elle se traduit, en coordonnées logarithmiques, par un segment de droite de pente $\alpha = 0,511$, d'indice à l'origine $B = -0,282$, et d'équation $Y = 0,511 X - 0,282$, ce qui indique la présence d'une croissance toujours minorante ; son taux inférieur au précédent montre que dès ce stade, les appendix masculina regressent légèrement.

Cette légère involution va se poursuivre durant le stade de prolongation de la puberté femelle, mais son intensité, qui peut varier sensiblement suivant les individus (ce qui ne permet plus de préciser une loi distincte de croissance), ne faiblira jamais énormément, ce qui rend compte de la persistance de ces formations durant toute la durée de la phase sexuelle femelle.

Dans le cas de l'évolution postlarvaire, deux caractéristiques différencient les modalités de la croissance des appendix masculina chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, par rapport aux autres Cymothoadiens examinés ; d'une part, c'est la progression de l'évolution de ces appendi-

ces durant le stade de transition, chez la première espèce ; d'autre part, leur persistance durant toute la durée de la phase sexuelle femelle est également caractéristique.

Il en est de même dans le cas de l'évolution postlarvaire générale. En effet, elle est très particulière chez cette espèce, du fait de l'absence d'un stade défini de prolongation de la puberté mâle, tel qu'il existe chez les autres Cymothoadiens examinés. Au delà de la taille critique moyenne (des variations individuelles pouvant toujours intervenir) de 14 millimètres pour la longueur totale des animaux, tous vont, au cours d'un stade de transition, évoluer progressivement vers l'état morphologiques et physiologique femelle ; il s'agit, comme nous l'avons vu, de modalités particulières liées à certains caractères biologiques particuliers, les possibilités de nage et de fixation par exemple.

* *

*
*

IV) - INTERPRETATION DES RESULTATS OBTENUS : DISCUSSION ET CONCLUSIONS

GENERALES :

A) - CYCLES POSTLARVAIRES DES CYMOTHOIDAE :

D'après les résultats obtenus et que nous venons d'exposer, nous pouvons rendre compte de l'existence, chez les Cymothoadiens, de cinq stades possibles au cours de l'évolution postlarvaire, stades qui correspondent respectivement :

- au stade de puberté mâle.
- au stade de prolongation de la puberté mâle.
- au stade de transition (passage de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle).

.../...

- au stade de puberté femelle.
- au stade de prolongation de la puberté femelle.

Ce sont également ces mêmes stades que LEGRAND a reconnu dans le cas de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards.

Notre étude, portant sur cinq genres distincts, nous permet cependant de remarquer qu'il existe, à partir de ce schéma général, des variantes possibles suivant les genres, les espèces et les catégories écologiques envisagées.

- Chez les parasites appartenant à la catégorie écologique des Cymothodiens "buccaux", nous avons reconnu l'existence de cinq stades distincts correspondant aux stades précités.

- Par contre, l'évolution des Cymothodiens "branchiaux" et "de surface" amène des différences sensibles. Ainsi, chez les parasites "branchiaux" (cf. Mothocya epimerica Costa) et certains parasites "de surface" (cf. Anilocra physodes (L.)), nous avons mis en évidence l'existence de quatre stades postlarvaires seulement : un stade de puberté mâle, un stade de prolongation de la puberté mâle, un stade de puberté femelle et un stade de prolongation de la puberté femelle. Chez ces deux espèces, le passage de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle se réalise au cours d'une simple mue de puberté femelle.

Chez certains autres parasites de surface (cf. Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert), nous avons également reconnu l'existence de 4 stades distincts, au cours du développement postlarvaire ; mais pour certains, la signification physiologique est sensiblement différente de la précédente. En effet, chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, on observe successivement, au cours de l'évolution postlarvaire des individus, quatre stades qui correspondent :

à un stade de puberté mâle, un stade de transition, un stade de puberté femelle et un stade de prolongation de la puberté femelle. Dans ce cas, le passage de la phase sexuelle mâle à la phase sexuelle femelle est progressif

.../...

et correspond à un stade particulier que nous avons désigné sous les termes de "stade de transition".

Pour chacune de ces différentes espèces, à chaque stade correspondent les mêmes caractéristiques physiologiques, en particulier :

- Les stades de puberté mâle, de puberté femelle et de prolongation de la puberté femelle sont marqués, dans tous les cas, par une activité spermatogénétique ou ovarienne intense suivant le cas.

- Le stade de prolongation de la puberté mâle se caractérise, dans ses grandes lignes, par une persistance de la spermatogénèse, qui se réduit cependant, alors que la vitellogénèse débute faiblement au niveau de certains ovocytes.

- Le stade de transition sera marqué par un ralentissement très intense de l'activité spermatogénétique qui, dans la majorité des cas, s'arrêtera complètement, et par une continuation nette du développement ovarien, avec en particulier apparition des premières ébauches d'oostégites.

B) - LES MODALITES DE L'INVERSION SEXUELLE :

Les cycles vitaux des Cymothoïdae sont toujours conditionnés par l'existence d'un hermaphroditisme protérandrique ; les animaux passent toujours successivement par une phase sexuelle mâle et une phase sexuelle femelle ; au sein de la famille, le passage de l'une à l'autre présente des modalités diverses :

Deux cas généraux ont été reconnus et l'inversion du sexe peut se réaliser :

- par l'intermédiaire d'un stade de transition distinct que nous désignerons, à la suite de MONTALENTI et LEGRAND (1941, 1952), sous les termes de "stade de transition" ou "stade intermédiaire".

C'est ce type d'inversion sexuelle dont nous avons reconnu l'existen-

.../...

ce chez quatre Cymothoadiens, trois de la catégorie écologique des parasites buccaux (Emetha Audouinii (Milne Edwards) - Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso)) et un de la catégorie des parasites de surface (Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert).

- par l'intermédiaire d'une seule mue, qui prend la signification d'une mue de puberté femelle ; c'est ce type d'inversion sexuelle qui correspond aux deux parasites, Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.).

Ces modalités, distinctes suivant les espèces, sont accompagnées de différences en ce qui concerne le moment où se situe l'inversion du sexe. En effet :

Si nous considérons l'évolution postlarvaire moyenne pour chacune des espèces examinées, c'est à dire celle que nous avons précisée (des variations individuelles pouvant toujours se manifester, au niveau des limites métriques des divers stades), nous pouvons constater que la "place" de l'inversion sexuelle est variable suivant les parasites.

C'est ainsi que chez les Cymothoadiens buccaux, les individus passent par deux premiers stades correspondant à la phase sexuelle mâle (puberté et prolongation de la puberté) et c'est à la suite de ces deux stades que se situe le changement de sexe.

Chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, l'évolution est plus précoce, par rapport au cas précédent ; L'inversion sexuelle se situe dès la fin du stade de puberté mâle.

Chez les deux espèces enfin, Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), on remarque que l'inversion sexuelle peut se produire dès le passage du stade de puberté mâle au stade de prolongation de la puberté mâle, d'où il résulte que le phénomène peut être toujours plus précoce que dans le cas des parasites buccaux ; par contre, on constate également chez ces deux parasites que tous les individus ne changent pas de sexe à

.../...

ce moment là et les inversions sexuelles pourront ainsi intervenir tout au long du stade de prolongation de la puberté mâle.

Ces modalités diverses sont liées à certaines caractéristiques différentielles des espèces et en particulier, au phénomène que LEGRAND (1952) a observé dans le cas de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards et qu'il désigne sous les termes "influence d'un conjoint femelle" ; on peut le résumer de la façon suivante : "la présence d'un conjoint au stade femelle, à côté d'une Anilocre au stade mâle, agit sur le sexe de ce dernier en prolongeant son état mâle fonctionnel, alors que l'isolement provoque la transformation en femelle".

Chez les divers Cymothoadiens que nous avons étudiés, c'est également un phénomène de ce type qui intervient ; le fait que l'on ne rencontre jamais normalement dans la nature, et sur le même hôte (excepté dans le cas particulier de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert), deux individus en phase femelle accouplés, apporterait, s'il en était besoin, un témoignage en faveur de cette affirmation. La portée de ce phénomène d'influence du conjoint femelle, sur l'inversion du sexe du conjoint au stade mâle, est très effective dans le cas des parasites buccaux qui sont, même au stade de puberté mâle, incapables de nager et d'effectuer des migrations. Chez Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), cette influence sera moins générale du fait de la persistance, durant une partie de la phase sexuelle mâle, des possibilités de nage et de migration ; elle ne le sera absolument plus dans le cas de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, très particulière à ce point de vue ; dans ce dernier cas en effet, il ne nous a pas été possible d'observer la réalisation de couples stables, et d'autre part, chez ce parasite, les possibilités de nage et de fixation sont durables.

En résumé, nous pouvons donc indiquer que les parasites buccaux passent obligatoirement, avant de subir l'inversion du sexe, par un stade de prolongation de la puberté mâle ; si à la fin de ce stade particulier, les possibilités ne sont pas réunies pour que l'individu considéré puisse changer de sexe, et en particulier, s'il est toujours en présence d'un conjoint

femelle, l'individu au stade de prolongation de l'état mâle quittera certainement son hôte ; mais du fait de la non existence de possibilités de nage, le changement d'hôte ne sera certainement effectif que dans de très rares cas. Quoiqu'il en soit, ce départ des individus au stade de prolongation de l'état mâle accouplés, et à la fin du stade, rend compte de l'existence d'un nombre très important d'individus en phase femelle isolés sur un poisson.

Chez les deux espèces Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), étant donné l'existence, durant une partie de la phase sexuelle mâle, de possibilités natatoires intactes, certains individus pourront subir l'inversion sexuelle dès la fin du stade de puberté mâle ; cependant pour la grande majorité, ce phénomène, conjointement à la disparition des possibilités de nage et de migration, sera plus ou moins retardé.

Les caractéristiques biologiques particulières de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert rendent aisément compte de la possibilité qu'offrent tous les individus de subir l'inversion sexuelle dès la fin du stade de puberté mâle.

C'est la présence ou l'absence de possibilités de changement d'hôte qui conditionne les diverses modalités de l'inversion du sexe chez les Cymothoïdae.

C) - ETUDE COMPARATIVE DE CERTAINES CARACTERISTIQUES LIEES A L'EVOLUTION SEXUELLE :

Chez les Cymothoadiens, et suivant les espèces envisagées, certains caractères présentent des évolutions différentes qu'il est intéressant de résumer. Nous retiendrons en particulier le cas des appendix masculina et celui de la partie ovarienne des gonades (TRILLES, 1964).

1) - Les appendix masculina :

Rappelons d'abord que les appendix masculina ne constituent pas un caractère constant chez les Cymothoadiens et qu'ils sont

.../...

absolument inexistants chez Meinertia oestroïdes (Risso).

Au cours du développement postlarvaire, leur évolution est également variable suivant les espèces :

- En ce qui concerne l'évolution générale, on constate que ces formations, chez les parasites buccaux qui les présentent durant la phase sexuelle mâle, ne subsistent absolument pas au delà de l'inversion sexuelle, chez les individus en phase sexuelle femelle. Au contraire, chez les parasites branchiaux ou de surface, elles subsisteront pendant un certain temps (cas des espèces Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.)) ou durant toute la phase sexuelle femelle (Cas de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert).

Les modalités particulières de l'évolution de ces appendices présentent des analogies, mais également des différences, suivant les espèces auxquelles on s'adresse :

Chez les quatre espèces Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto), Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), les appendix masculina se développent nettement au cours du stade de puberté mâle ; ils commencent à regresser durant le stade de prolongation de la puberté mâle ; chez les parasites buccaux, l'involution de ces appendices s'accentuera au cours du stade de transition, amenant leur disparition complète dès la fin du stade correspondant. Chez les deux Cymothoadiens, Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), les animaux, à partir du stade de prolongation de la puberté mâle, vont variablement subir l'inversion sexuelle au cours d'une seule mue, mais qui ne sera pas marquée par la disparition des appendix masculina. Ces derniers vont persister pendant un certain temps durant la phase sexuelle femelle, en continuant à regresser ; ils finiront toujours par disparaître. Dans le cas de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, l'évolution des appendix masculina est sensiblement différente. A partir du stade de puberté mâle, ils vont se développer nettement et ce développement s'accentuera durant l'étape de transition ; une légère regression n'interviendra qu'à partir du stade de puberté femelle et durant la phase sexuelle correspondante ; mais elle ne sera jamais assez intense pour entraîner la disparition complète de ces appendices, qui persistent durant toute la vie chez cette espèce.

D'ailleurs, remarquons que cette persistance plus ou moins durable des appendix masculina durant la phase sexuelle femelle chez les parasites branchiaux et de surface, si elle n'est pas suivie d'un maintien de l'activité spermatogénétique, l'est cependant par la présence de vésicules séminales encore bien développées et remplies de spermatozoïdes ; chez les espèces buccales au contraire, la regression précoce des appendix masculina est accompagnée d'une involution également très précoce des conduits génitaux mâles.

Toutes ces observations nous permettent donc de considérer que, seulement dans le cas des Cymothodiens buccaux, une phase sexuelle femelle "pure" peut être définie. Au contraire, le cas des parasites branchiaux et de surface se rapproche de ce que Johnson a remarqué dans le cas de Rhyscotoides legrandi Johnson (Oniscoïdes, Rhyscotidae) ; en effet, chez cette espèce, on remarque la succession d'une phase mâle et d'une phase d'hermaphroditisme simultané. Chez ces animaux, l'étude de la morphogénèse de la gonade, de la naissance au stade adulte, a permis à l'auteur de remarquer que :

- La gonade est initialement hermaphrodite, qu'une gamétogénèse limitée à la partie mâle débute à 2,7 millimètres et précède une gamétogénèse mâle et femelle simultanée, à partir de 3,1 à 3,3 millimètres ; La première fécondation des voies femelles intervient à 3,5 millimètres et la première gravidité à 3,9 millimètres.

En outre, l'étude biométrique de la croissance de l'endopodite de la première paire de pléopodes, qui est différencié dans ce cas en appendices copulateurs, a permis à l'auteur de distinguer 4 étapes dans la vie sexuelle de ces animaux : une étape de prépuberté mâle, une étape de puberté mâle, une étape de puberté femelle et une étape de postpuberté, séparées par trois points critiques ; les pléopodes copulateurs présentent une croissance continue au cours de ces étapes, ce qui n'est pas sans rappeler ce que nous avons observé chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

.../...

2) - La portion ovarienne des gonades : L'existence de différents aspects de l'évolution de l'ovaire chez les Cymothoidae et d'une vitellogénèse aberrante dans les ovocytes de certains de ces parasites :

Chez les Cymothoadiens que nous avons étudiés, l'évolution ovarienne présente des modalités diverses suivant les espèces considérées :

- Développement ovarien chez *Nerocila Orbigny* Schioedte et Meinert :

Au stade de prépuberté mâle, l'ovogénèse est très faible et la vitellogénèse inexistante ; l'ovaire est réduit et les ovocytes peu nombreux. Durant le stade de puberté mâle, l'activité spermatogénétique est intense dans les urnes testiculaires ; par contre la partie ovarienne des gonades est encore réduite et l'activité vitellogénétique n'a pas encore débuté. C'est vers la fin du stade de transition que l'ovogénèse sera nette ; la vitellogénèse, qui a débuté, sera encore faible. Ce n'est que dès le début du stade de puberté femelle que l'ovogénèse et la vitellogénèse prendront une grande intensité ; les gonades, après disparition de l'activité spermatogénétique, seront des ovaires fonctionnels.

- Développement ovarien chez *Mothocya epimerica* Costa et *Anilocra physodes* (L.) :

Chez ces deux espèces, l'ovogénèse est faible durant les stades de prépuberté mâle et de puberté mâle ; la vitellogénèse pourra débiter faiblement vers la fin du stade de puberté mâle chez certains animaux qui présenteront une inversion sexuelle précoce, et toujours dans les plus gros ovocytes localisés du côté interne de l'ovaire. Mais le plus souvent, l'ovogénèse va s'intensifier et la vitellogénèse débiter et se développer durant le stade de prolongation de la puberté mâle, le stade intermédiaire ici entre l'inversion sexuelle et le stade type de puberté mâle.

.../...

- Développement ovarien dans le cas des genres Emetha Schioedte et Meinert et Meinertia Stebbing :

Dans les ovaires de ces animaux, nous avons pu remarquer, dans certains cas, l'existence de deux sortes d'ovocytes, subissant des évolutions différentes. C'est en particulier un phénomène fréquent, que l'on peut observer dans la plupart des cas au cours de l'évolution de la partie ovarienne des gonades des deux Cymothoadiens Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso), et durant le stade de prolongation de la puberté mâle.

Certains ovocytes, que nous pouvons qualifier de "normaux" (leur évolution aboutissant à la première ponte de l'animal) subissent un développement sensiblement identique à celui que nous avons observé dans le cas des genres *Mothocya* Costa et *Anilocra* Leach. La vitellogénèse débutera durant le stade de prolongation de la puberté mâle et deviendra active au stade de transition.

Au contraire, d'autres ovocytes, "anormaux", subissent un développement aberrant. En effet, durant le stade de prolongation de la puberté mâle, nous avons fréquemment observé dans les ovocytes les plus internes, l'existence d'un stade très avancé et aberrant de vitellogénèse ; ils peuvent dans certains cas, et en particulier chez Meinertia parallela (Otto), être en assez grand nombre, ce phénomène étant alors associé à un phénomène également aberrant d'intense ovogénèse précoce. Toutefois, la taille de ces ovocytes, beaucoup plus petits généralement que les ovocytes normaux (même ceux en début de vitellogénèse), et l'impossibilité où nous nous sommes trouvés d'en observer les vésicules germinatives, nous amènent à considérer ce phénomène comme abortif ; Ils paraissent, après un développement très précoce et aberrant, être bloqués à ce stade sans pouvoir évoluer au delà. Chez certains animaux, nous avons par ailleurs observé une sorte de fonte de ces ovocytes en une masse unique, par disparition des limites ovocytaires.

Ces diverses observations nous permettent donc d'indiquer que, si dans le cas des parasites branchiaux et de surface on remarque la persistance de certains caractères de la phase sexuelle mâle, durant une partie ou toute la durée de la phase sexuelle femelle (cf. en particulier le cas des appendix masculina et des vésicules séminales), dans le cas des parasites buccaux, on peut noter une tendance précoce à une évolution dans le sens femelle durant la phase sexuelle mâle. Cette tendance est confirmée par l'observation d'autres caractéristiques évolutives, en particulier la réduction précoce des possibilités de nage et de migrations, ainsi que des aesthetascs des antennules.

QUATRIEME PARTIE :

RECHERCHES SUR LA

G-LANDE ANDROGENE

DES CYMOTHOIDAE

- A V A N T - P R O P O S -
=====

Depuis les recherches de BONNENFANT (1961), REMY et VEILLET (1961), JUHAULT (1966, en particulier) et TRILLES (1963 et 1964), on sait que l'hermaphroditisme chez les Cymothoidae, ainsi que la succession de la phase sexuelle mâle et de la phase sexuelle femelle, sont réglés grâce à l'intervention d'une hormone androgène, dont la sécrétion est elle-même sous la dépendance de neuro-hormones (TRILLES, 1963 - JUHAULT et LEGRAND, 1965).

Les principales modalités d'action de l'hormone androgène ont été définies et précisées par JUHAULT (1966), chez l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards. Toutefois, les résultats que nous avons obtenus, en ce qui concerne la biologie et plus particulièrement l'évolution sexuelle chez les six espèces que nous avons étudiées, nous ont entraîné à étudier les modalités spécifiques de l'évolution de ces formations androgènes.

I) - INTRODUCTION :

Le déterminisme sexuel des Crustacés est longtemps demeuré obscur ; En particulier, les hétérochromosomes ne sont connus que chez quelques espèces seulement et le sexe hétérogamétique est tantôt le sexe mâle, tantôt le sexe femelle.

En 1954, la découverte par CHARNIAUX-COTTON, chez l'Amphipode Orchestia gammarella (Pallas), d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles, représente une étape importante dans la connaissance de la physiologie sexuelle des Crustacés. Cette glande accolée, chez Orchestia gammarella (Pallas), à la partie subterminale de l'appareil génital est "l'unique source de l'hormone mâle" (CHARNIAUX-COTTON, ZERBIB et MEUSY, 1959) ; Elle a reçu le nom de "Glande androgène" (CHARNIAUX-COTTON, 1954-1955).

A la suite des recherches de CHARNIAUX-COTTON, les travaux furent poursuivis et la glande androgène recherchée chez de nombreux autres Crustacés. Si nous exceptons temporairement les Isopodes, nous pouvons rappeler que son existence a été reconnue histologiquement, et parfois démontrée expérimentalement, chez de nombreux Crustacés Malacostracés (cf. en particulier la Monographie récente de CHARNIAUX-COTTON, ZERBIB et MEUSY, 1959)*.

Rappelons (cf. également le travail de CHARNIAUX-COTTON, ZERBIB et MEUSY, 1959) qu'en ce qui concerne l'anatomie morphologique des glandes androgènes des Crustacés, quatre types principaux d'agencement de cellules peuvent être retenus :

- a) - Structure en cordons cellulaires : Carcinus moenas (L.), par exemple.
- b) - Structure en massifs anastomosés : Orchestia gammarella (Pallas).

* Phyllocarides - Peracarides (Mysidacés, Cumacés, Tanaidacés, Amphipodes)
Eucarides (Décapodes Natantia, Décapodes Reptantia (Brachyours, Macroures, Anomoures) - Hoplocarides -

- c) - Structure en lobules : Maja squinado (Herbst).
- d) - Structure en sphérules : Squilla mantis (L.).

Bien que l'étude au microscope électronique de ces glandes endocrines soit à peine ébauchée, l'ultrastructure des glandes androgènes de deux Crustacés a déjà été étudiée par MEUSY (in CHARNIAUX - COTTON, ZERBIB et MEUSY, 1959). Chez Orchestia gammarella (Pallas) et Carcinus moenas (L.), l'auteur a observé que "les cordons sont emballés dans une membrane Le réticulum endoplasmique des cellules est constitué surtout de petits sacs sphériques ou ovoïdes, bordés de ribosomes Les mitochondries sont banales avec des crêtes transversales peu nombreuses L'appareil de golgi est bien développé ainsi que des vésicules golgiennes D'autres structures sont également présentes : Lysosomes, microtubules intracytoplasmiques, corps multivésiculaires Les cellules présentent parfois des desmosomes " . KING a également étudié, en microscopie électronique, l'ultrastructure de la glande androgène d'un autre crabe, Pachygrapsus crassipes (KING, 1964).

II) - LA GLANDE ANDROGENE CHEZ LES ISOPODES :

Depuis la découverte en 1958, par BALESDENT - MARQUET, d'une glande androgène chez l'Aselle commune, Asellus aquaticus (L.), les Isopodes ont été également très étudiés, et par de nombreux auteurs.

Chez Asellus aquaticus (L.), la glande androgène est réduite et dispersée (BALESDENT - MARQUET, 1958) ; les cellules en sont groupées en cordons courts d'une ou plusieurs cellules d'épaisseur, un cordon principal existant généralement cependant au niveau du septième péréionite. Cette glande, répartie en plusieurs amas le long du canal défèrent, remonte jusqu'aux utricules testiculaires. Malgré une dispersion importante, la localisation de la glande androgène de l'Aselle est sensiblement conforme à ce que l'on connaît chez les autres Malacostracés.

Par contre, LEGRAND décrit, en 1958, les glandes androgènes de deux

Isopodes Terrestres, Armadillidium vulgare (Latr.) et Porcellio dilatatus Brandt ; la localisation de ces glandes est bien distincte de ce que nous connaissions jusqu'alors ; En effet, les glandes androgènes, au nombre de trois pour chacune des deux gonades, sont localisées dans les filaments suspenseurs des utricules testiculaires. Ce résultat fut d'ailleurs confirmé par KATAKURA (1959) chez Armadillidium vulgare (Latr.).

A la suite des auteurs précités, les glandes androgènes de nombreux Isopodes furent successivement mises en évidence, pour la plupart histologiquement et souvent sans preuves expérimentales à l'appui. Actuellement, 106 espèces environ d'Isopodes ont été examinées (Cf. JUCHAULT, 1966).

Dans le cadre de notre travail, il n'est pas utile de reprendre en détail les divers résultats obtenus, en particulier chez les Isopodes terrestres, ceux-ci étant exposés en détail dans le mémoire de JUCHAULT (1966). A la suite de cet auteur, nous pouvons rappeler toutefois, que chez les Isopodes, plusieurs types distincts d'amas androgènes peuvent être reconnus, si on considère plus particulièrement leurs positions respectives ; En effet, chez ces animaux, les amas androgènes peuvent se situer, suivant le cas :

- Au niveau des segments thoraciques II, III et IV, en fait au niveau des filaments suspenseurs des utricules testiculaires : Chez 42 espèces d'Oniscoïdes Crinocheta, par exemple (JUCHAULT, 1966) (DE LUCA et PATANE, 1961) (SHIMOIZUMI, 1961).

- Au niveau du segment thoracique VII, soit au niveau du canal défèrent : Chez certains Oniscoïdes Diplocheta (Mesoniscidae) et Synocheta (Trichoniscidae), Asellotes (Asellidae et Parasellidae).

- Au niveau des segments thoraciques II, III, IV et VII, soit au niveau des filaments suspenseurs des utricules testiculaires et des canaux déférents : chez certains Oniscoïdes de la tribu des Diplocheta et de la famille des Ligiidae, par exemple ; Certains Oniscoïdes Synocheta (Trichoniscidae) également.

- Au niveau du segment thoracique V soit au niveau de la vésicule séminale : Chez certains Oniscoïdes de la série Tylienne par exemple, les Flabellifères Sphaeromatidae, Anthuridae ; Epicarides, Série Bopyrienne (Famille des Phryxidae et Bopyridae).

- Au niveau des segments thoraciques V et VII, soit au niveau de la vésicule séminale et du canal défèrent ; Certains Oniscoïdes de la série Tylienne, Flabellifères Sphaeromatidae et Limnoriidae, certains Anthuridae par exemple.

- Au niveau des segments thoraciques VI et VII, soit la partie terminale de la vésicule séminale et le canal défèrent : Valvifères.

Ce dernier cas correspond également à ce que l'on observe chez les Flabellifères Cymothoïdae que nous considérons à présent.

III) - LA " GLANDE ANDROGENE " CHEZ LES CYMOTHOIDAE :

A) - INTRODUCTION :

A la suite de la découverte d'une glande androgène chez l'Aselle ("d'une action androgène au niveau d'amas cellulaires dispersés le long du tractus génital" BALESDENT-MARQUET - 1964), il fut également recherchée chez les Flabellifères Cymothoïdae ; mais la physiologie sexuelle de ces parasites n'a seulement jusqu'ici fait l'objet que de quelques études.

- La "glande androgène" de ces parasites a été tout d'abord étudiée et décrite chez "Meinertia oestroides" par BONNENFANT (1961, 1962), puis chez Anilocra physodes (L.) par REMY et VEILLET (1961) et chez Anilocra frontalis Milne Edwards par LEGRAND et JUHAULT (1961-1962).

En 1961, chez "Meinertia oestroides", BONNENFANT signale l'existence d'une "glande androgène" en forme de cordon massif, longeant presque entièrement la vésicule séminale et arrivant même au contact de l'ovaire. D'après l'auteur, un petit amas androgène est également visible sur le canal

défèrent.

Chez "Anilocra physodes" (REMY et VEILLET, 1961), la "glande androgène" se présente sous forme d'une masse compacte, "bien repérable par des formes données et des noyaux granuleux". Cependant, l'examen des résultats exposés par REMY et VEILLET nous permet, semble-t-il, d'affirmer dans ce cas l'existence (cf. An XX' et An XII - REMY et VEILLET, 1961) de deux amas par gonades, ce qui implique une relative inexactitude de la figure 2 des auteurs précités. Chez Anilocra frontalis Milne Edwards, la démonstration expérimentale de l'existence d'une fonction androgène au niveau de l'amas cellulaire du septième péréionite a été apportée par LEGRAND et JUCHAULT (1962).

L'évolution des gonades, ainsi que l'inversion du sexe en rapport avec l'évolution des "glandes androgènes", ont été étudiées en détail chez l'Anilocre par REMY et VEILLET (1961) et par BONNENFANT chez "Meinertia oestroides" (1961, 1962). A ce propos, il convient de signaler que cet auteur étudie également l'évolution des appendix masculina ; or, nous avons déjà précisé que de tels appendices n'existent pas chez Meinertia oestroides (Risso) ; La spéciation des animaux étudiés par BONNENFANT serait donc, à priori, à revoir ; En effet, le critère "parasite de Box boops L." ne peut être considéré comme étant un critère absolu de détermination, plusieurs parasites de la catégorie écologique des "Cymothodiens buccaux" pouvant être hébergés par ce poisson. D'ailleurs, l'examen de certaines figures données par l'auteur nous permet de supposer que les animaux retenus par BONNENFANT appartiennent "pro parte" à l'espèce Meinertia parallela (Otto), dont les individus en phase sexuelle mâle présentent des appendix masculina bien visibles. En ce qui concerne les Cymothoidae, "parasites externes des poissons Labridae", étudiés par REMY et VEILLET (1961), il semble que nous puissions les rapporter, si les indications fournies par les pêcheurs et concernant la provenance de ce matériel sont exactes, à l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards.

Précisons pour terminer que REMY et VEILLET ont d'autre part constaté, chez les Anilocres, la dégénérescence progressive des "glandes andro-

gènes" lors du changement de sexe, mais également leur persistance chez les individus en phase sexuelle femelle : "Nous avons là, un cas un peu spécial de l'étude de la regression de la glande androgène du fait de sa persistance chez les femelles" (REMY et VEILLET, 1961). Ces deux auteurs ajoutent cependant : "Nous n'avons pu couper de très grosses femelles, faute de matériel". Pour JUCHAULT d'ailleurs, la persistance de la glande androgène, observée par REMY et VEILLET, "semble due à l'âge relativement jeune des femelles étudiées, dont une seule dépassait 30 millimètres". Ajoutons que chez "Meinertia oestroides", BONNENFANT estime que le changement de sexe est lié à la disparition de cette glande.

B) - LOCALISATION ET METAMERISATION :

Nous avons examiné à la fois par dissections, montage in toto des gonades après coloration au carmin acétique, et principalement à l'aide de coupes histologiques sériées, huit espèces de Cymothoidae appartenant aux cinq genres suivants : Emetha Schioedte et Meinert, Meinertia Stebbing, Mothocya Costa, Anilocra Leach et Nerocila Leach, avec respectivement les espèces suivantes:

Emetha Audouinii (Milne Edwards)

Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso)

Mothocya epimerica Costa

Anilocra physodes (L.) et Anilocra frontalis Milne Edwards

Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert et Nerocila bivittata (Risso)

Nous indiquons d'abord les résultats obtenus chez les individus en phase sexuelle mâle.

1) - Emetha Audouinii (Milne Edwards) :

Nous savons que chez ce Cymothoadien, parasite dans la cavité buccale de poissons Centracanthidae en Méditerranée, à chaque gonade correspondent, une partie ovarienne située dans le segment thoracique cinq et trois utricules testiculaires arrondis, situés dans le quatrième et le

.../...

cinquième segment du péréion.

Dans ce cas, à chacune des deux gonades correspond un tissu présentant tous les caractères d'un tissu glandulaire et qui est réparti en deux masses globuleuses bien définissables, réunies ou pas par un tractus très fin. La masse la plus antérieure, plus réduite que l'amas postérieur, est localisée dans la partie proximale du sixième péréionite. Assez fréquemment, elle est par ailleurs légèrement décollée du canal défèrent antérieur. Le deuxième groupement cellulaire est au contraire accolé contre la partie proximale de la vésicule séminale et localisé, en majeure partie, au niveau de la portion proximale du septième segment thoracique.

2) - Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso) :

(Photographies N° 20, 21, 22 et 31).

Parasites en particulier de la Bogue commune (Box boops L.), ces Cymothoadiens présentent durant la phase mâle, une gonade hermaphrodite dont la partie ovarienne, débutant dans la moitié distale du quatrième péréionite, se prolonge jusqu'à la partie antérieure du sixième ; Les utricules arrondis sont respectivement localisés : les deux utricules antérieurs et médians dans le quatrième péréionite et l'utricule postérieur dans le cinquième.

Nous avons précédemment indiqué que BONNENFANT (1961) a décrit en ces termes "la glande androgène" d'un animal, qu'elle désigne sous les termes "Meinertia oestroides", mais qui est certainement "pro parte" Meinertia parallela (Otto) : "cordon massif longeant presque entièrement la vésicule séminale et arrivant même au contact de l'ovaire".

Les résultats que nous avons obtenus chez les deux espèces examinées sont, avec quelques variantes, sensiblement homologues de ceux obtenus par l'auteur précédent. Ainsi :

Dans le cas de l'espèce Meinertia parallela (Otto), nous avons observé qu'à chacune des deux gonades correspond une formation glandulaire massive,

répartie en deux amas distincts réunis ou non par un fin tractus. Le premier est entièrement situé dans la moitié proximale du sixième péréionite et débute juste au dessous de la portion ovarienne ; il est légèrement décollé du canal défèrent, auquel il est réuni cependant, en général, par du tissu conjonctif lâche. Au contraire, la deuxième formation est appliquée contre le canal défèrent et la partie antérieure de la vésicule séminale ; elle est localisée presque entièrement dans la moitié antérieure du septième péréionite. Comme nous le verrons, l'importance relative des deux amas peut également varier d'un individu à l'autre.

En ce qui concerne l'espèce Meinertia oestroides (Risso), nous avons également remarqué, pour chacune des deux gonades, l'existence d'un tissu glandulaire réparti en deux amas plus ou moins distincts. Assez souvent emballés dans un conjonctif abondant, ils sont relativement plus rapprochés que chez Meinertia parallela (Otto). Quoiqu'il en soit et exception faite pour sa partie proximale, ce tissu glandulaire est accolé contre le canal défèrent et la portion proximale de la vésicule séminale ; il débute en général au niveau du sixième segment thoracique, en arrière de l'ovaire, et se prolonge jusqu'à la moitié du septième péréionite.

3) - Mothocya epimerica Costa :

(Photographies N° 25, 26 et 27)

Chez les individus en phase mâle de cette espèce, à chaque gonade hermaphrodite correspond une partie ovarienne réduite et localisée au niveau du cinquième somite péréial, ainsi que trois utricules testiculaires ovalaires, situés respectivement : les deux premiers dans le quatrième péréionite et l'utricule postérieur presque entièrement dans le cinquième.

Chez les animaux en phase sexuelle mâle de cette espèce on remarque également, correspondant à chacune des deux gonades, un tissu glandulaire réparti en deux masses bien distinctes et apparemment sans lien visible : la première, généralement massive et grossièrement arrondie, est légèrement décollée du canal défèrent ; elle est située au niveau de la portion

proximale du sixième segment thoracique, un peu en arrière de la partie ovarienne de la gonade. Au contraire, l'amas glandulaire postérieur est allongé, elliptique, intimement accolé contre la partie médiane de la vésicule séminale et par conséquent, entièrement situé dans la moitié antérieure du septième péréionite. L'ensemble des deux masses cellulaires est emballé dans un conjonctif abondant.

4) Anilocra physodes (L.) et Anilocra frontalis Milne Edwards :

(Photographie N° 24)

Nous savons que ces deux Cymothoadiens, très voisins l'un de l'autre, sont respectivement parasites sur des poissons appartenant à des familles différentes :

- Anilocra physodes (L.) est souvent parasite de poissons Centracanthidae et Sparidae.
- Anilocra frontalis Milne Edwards est parasite de poissons Labridae.

Rappelons que dans les deux cas, à la gonade hermaphrodite correspondent symétriquement, une partie ovarienne s'étendant depuis le tiers antérieur du cinquième péréionite jusqu'au tiers postérieur du sixième, et trois utricules assez allongés, ovalaires, dont l'antérieur et le médian sont généralement localisés dans le quatrième segment thoracique et le dernier dans le cinquième.

A la suite des observations de REMY et VEILLET d'une part, LEGRAND et JUHAULT d'autre part, un premier examen (TRILLES, 1964) nous avait permis de confirmer les résultats obtenus par les auteurs précités à savoir l'existence, chez ces animaux, d'un massif glandulaire homogène pour chacune des deux gonades ; Cet amas cellulaire, débutant dans la partie tout à fait postérieure du sixième péréionite, est localisé presque entièrement dans les deux tiers antérieurs du septième segment péréial.

Des recherches ultérieures nous ont cependant permis d'observer qu'il existe, en avant de cette formation cellulaire et dans le sixième péréionite,

une masse de cellules apparemment identiques, légèrement décollée cependant du canal déférent, auquel elle est reliée par du tissu conjonctif . Par conséquent, ceci rejoint les observations réalisées chez les autres parasites et apparemment, celles effectuées par REMY et VEILLET (1961) chez les Anilocres :

" Chez un mâle An XII de 11,5 millimètres, l'amas est très important, de forme rectangulaire. La partie moyenne s'étire pour former deux massifs de cellules plus éloignées du canal déférent, avec des noyaux serrés, arrondis et granuleux. La glande disparaît, puis, par la suite, des noyaux analogues à ceux décrits précédemment se reforment au dessus du canal en une masse plus allongée et aplatie, pour devenir triangulaire et coiffer le canal" (cf. également An XX') (REMY et VEILLET, 1961).

5) - Merocila Orbignyi Schioedte et Meinert et Nerocila bivittata (Risso) :
(Photographies n° 28, 29 et 30).

Nous avons déjà indiqué que Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert est parasite sur des poissons Mugilidae, alors que Nerocila bivittata (Risso) l'est sur des poissons Labridae.

Dans les deux cas, rappelons que chacune des deux gonades est constituée d'une partie ovarienne allongée, s'étendant du tiers antérieur du sixième préréionite au tiers antérieur du septième et de trois utricules coniques, chacun de longueur sensiblement équivalente, très acuminés antérieurement et rattachés sensiblement au même niveau sur la partie antérieure de l'ovaire ; ils sont presque entièrement localisés dans le cinquième segment péréal et quelquefois cependant, légèrement prolongés dans la partie antérieure du sixième.

Chez ces deux parasites, l'existence de deux masses glandulaires bien distinctes et symétriques est facilement identifiable ; chacune est globuleuse, grossièrement pyramidale et il n'existe d'autre part, entre elles, aucun lien tissulaire visible, exception faite de quelques tractus conjonctifs, qui d'ailleurs ne sont pas constants.

.../...

- P H O T O G R A P H I E S 20 à 23 -
=====

Photographie 20 : - Meinertia parallela (Otto).

Canal défèrent et amas glandulaire thoracique 7 montrant la séparation nette en deux territoires distincts. - 10 x 25.

Photographie 21 : - Meinertia parallela (Otto).

Vue topographique au niveau de l'amas thoracique glandulaire 7 - Séparation en deux territoires visibles. - 10 x 10.

Photographie 22 : - Meinertia parallela (Otto).

Vue topographique au niveau de l'amas 7 - autre niveau que le précédent - Séparation en deux territoires non distincts. - 10 x 10.

Photographie 23 : - Meinertia parallela (Otto).

Amas glandulaires abdominaux. - 10 x 10.

ag 1 : Amas glandulaire thoracique 7 - Territoire à gros noyaux.

ag I' : amas glandulaire thoracique 7 - Territoire à petits noyaux.

ge : granules d'excrétion.

sp : spermatozoïdes.

cd : canal défèrent.

mo : muscles obliques.

vs : vaisseau sanguin latéral.

m : bandelettes musculaires peri-intestinales.

cp : coecums postérieurs.

i : intestin.

ml : muscles longitudinaux.

ag : amas glandulaire thoracique 7 - sans distinction possible de 2 territoires.

vsd : vaisseau sanguin dorsal (Coeur).

aga : amas glandulaires abdominaux.

cc : septum péricardique.

Le premier groupement cellulaire est localisé dans le tiers antérieur du sixième péréionite et dans cette position, est intimement accolé dorsalement contre l'oviducte correspondant. Topographiquement, il est situé au niveau du quart antérieur de l'ovaire. La deuxième masse, sensiblement identique à la précédente, est localisée au niveau du tiers antérieur du septième péréionite et par conséquent, au niveau du tiers postérieur de l'ovaire et du canal défèrent. Elle est cependant légèrement écartée de ces deux organes, auxquels elle est cependant reliée par du tissu conjonctif ; topographiquement, elle est localisée un peu en avant de la vésicule séminale.

- o -

Chez tous les Cymothoadiens que nous avons examinés, nous avons observé qu'il existe souvent des formations beaucoup plus réduites (quelques cellules seulement - 1 à 2 généralement), réparties le long du tractus génital mâle. (cf. également les observations de BONNENFANT, 1961).

C) - RAPPORT DES MASSES GLANDULAIRES PRINCIPALES ET DES ORGANES OU TISSUS VOISINS :

Dans tous les cas, nous avons constaté que ces amas sont situés dorsalement, entre les muscles latéro-obliques des péréionites et les muscles dorsaux médians longitudinaux. En outre, ce tissu glandulaire est toujours localisé latéralement et du côté externe des gonades et des tractus génitaux correspondants. L'ovaire est accolé au canal défèrent du côté interne, les utricules testiculaires, l'oviducte et les "amas androgènes" du côté externe. Ces amas sont également toujours voisins d'un vaisseau sanguin latéral, issu du coeur dorsal situé en grande partie dans le septième péréionite.

D) - COMPARAISON AVEC LES AUTRES ISOPODES :

.../...

- P H O T O G R A P H I E 24 à 27 -
=====

Photographie 24 : - Anilocra physodes (L.).

Amas glandulaire androgène thoracique 7 -
10 x 10.

Photographie 25 : - Mothocya epimerica Costa.

Amas glandulaire thoracique 7.
10 x 25.

Photographie 26 : - Mothocya epimerica Costa.

Amas glandulaire thoracique 7.
autre niveau. 10 x 25.

Photographie 27 : - Mothocya epimerica Costa.

Amas glandulaire thoracique 7.
autre niveau. 10 x 25.

cd : canal défèrent.

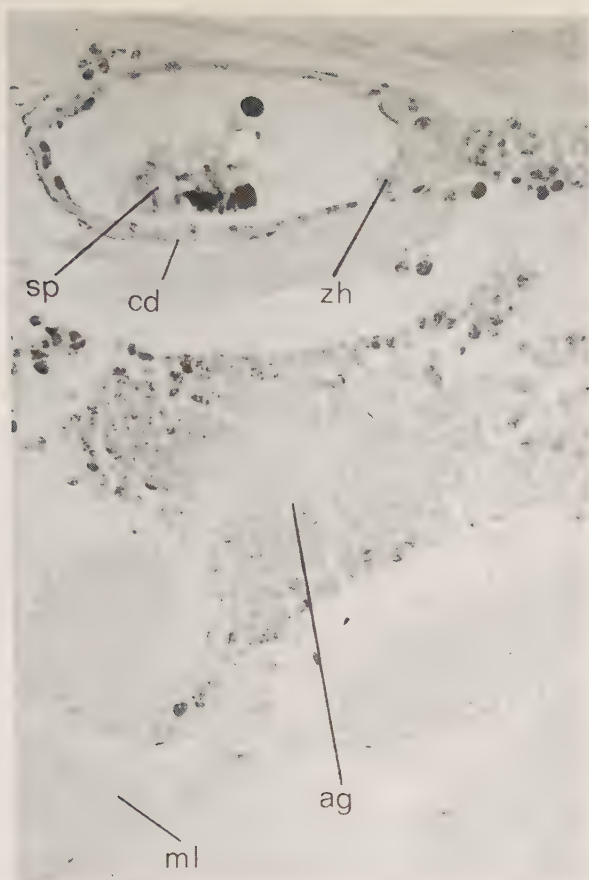
sp : spermatozoïdes.

zh : zone bordante hypertrophiée.

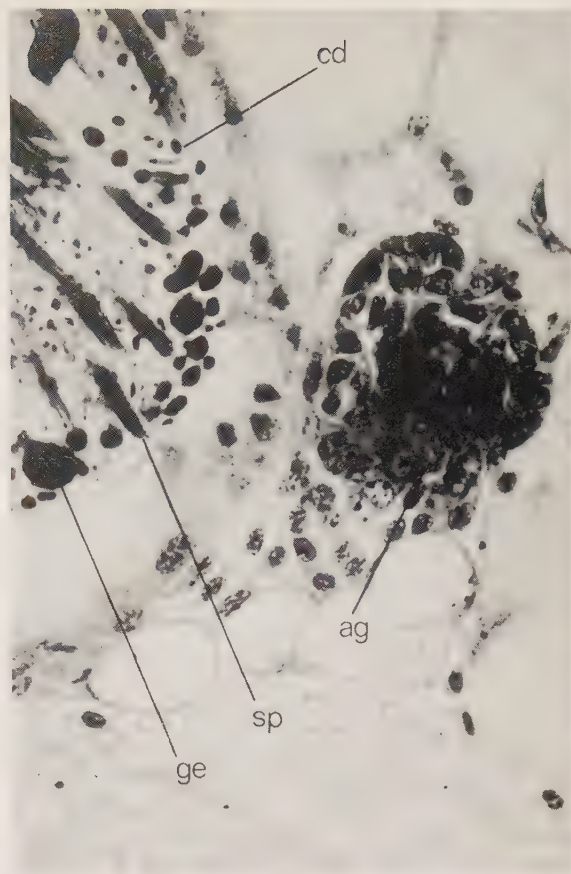
ag : amas glandulaire thoracique 7 (à différents niveaux)

ml : muscles longitudinaux.

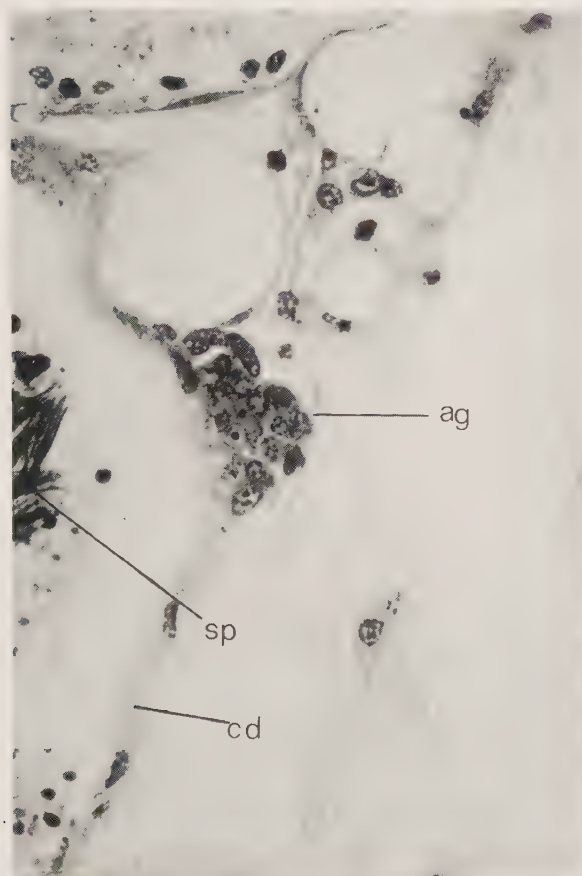
ge : granules d'excrétion.



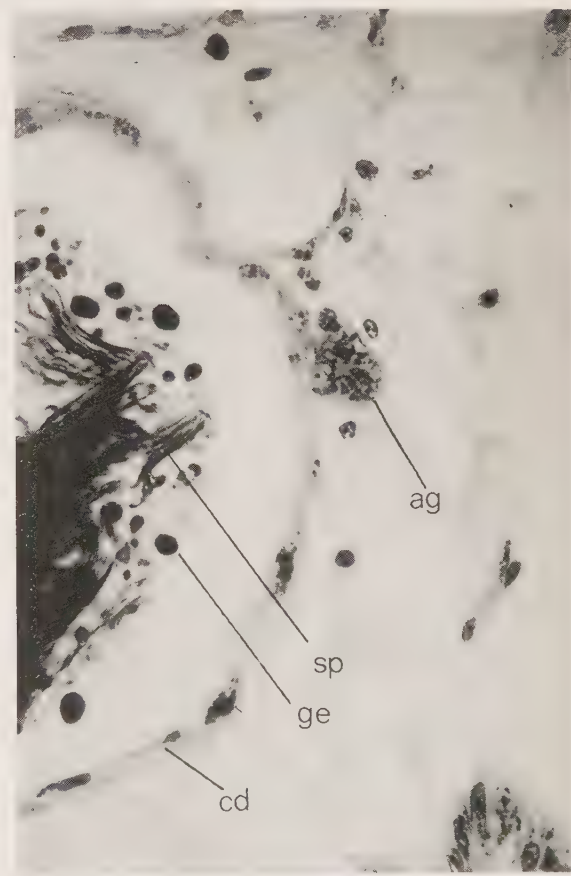
24



25



26



27

La localisation d'un amas cellulaire à fonction androgène au niveau du septième péréionite est conforme à ce que l'on connaît déjà chez beaucoup d'Isopodes terrestres, marins et parasites. C'est le cas par exemple de certains Oniscoides de la tribu des Diplocheta et de celle des Synocheta (JUCHAULT, 1966), de certains Asellotes, Asellidae et Parasellidae (JUCHAULT, 1966), de certains Flabellifères Cirolanidae et certains Gnathiidae (BONNENFANT, 1961 en particulier). Chez les Oniscoïdes de la tribu des Diplocheta et de la famille des Ligiidae, cette disposition est associée à l'existence de masses de tissu glandulaire au niveau des filaments suspenseurs des utricules testiculaires, et chez certains Oniscoïdes de la série Tylienne, Flabellifères Sphaeromatidae et Limnoriidae, et certains Anthuridae, avec un filament cellulaire accolé à la vésicule séminale.

Chez les Cymothoïdae que nous avons examinés, nous avons observé la répartition du tissu glandulaire dans les segments thoraciques VI et VII. C'est la localisation qui avait été observée par BONNENFANT (1961) chez "Meinertia oestroides" et en fait, également par REMY et VEILLET (1961) chez les Anilocres. Mais également, ce type de localisation est celui qui a été reconnu par JUCHAULT (1966) chez quelques représentants du sous-ordre des Valvifères : Idotea viridis Slabber, Idotea neglecta Sars, Synisoma lancifer Leach et par REMY et VEILLET (1961) également, semble-t-il, chez Idotea hectica.

En outre, précisons que la disposition de l'amas glandulaire du segment thoracique VI des Nerociles n'est pas sans rappeler celle observée par JUCHAULT chez Cyathura carinata Kröyer. Dans ce dernier cas, il est cependant localisé au niveau du péréionite V.

E) - MORPHOLOGIE :

Les descriptions qui suivent sont relatives, comme les précédentes, à des individus en phase sexuelle mâle et aux deux amas cellulaires des péréionites VI et VII principalement.

.../...

- P H O T O G R A P H I E 28 à 31 -
=====

Photographie 28 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Amas glandulaire thoracique sur oviducte, dans le
péréionite 6.

10 x 10.

Photographie 29 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Amas glandulaire sur l'oviducte, dans le péréionite 6.
Deux territoires sont, semble-t-il, discernables.

10 x 25.

Photographie 30 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

Territoire à noyaux serrés de l'amas glandulaire
thoracique 6 sur l'oviducte - Immersion - 100/1.32.

Photographie 31 : - Meinertia parallela (Otto).

Amas glandulaire thoracique 7.

La photographie montre trois territoires bien dis-
tincts : - un, qui renferme des noyaux en général

volumineux et qui forme une masse importante.

- deux territoires plus réduits et à noyaux
plus petits. (I^l et I^h).

10 x 10.

ml : Muscles longitudinaux.

ft : face tergale.

mo : muscles obliques.

h : hypoderme (Syn. épiderme)

ov : oviducte.

ag 1 : amas glandulaire androgène 6 -Territoire I.

ag I' : amas glandulaire androgène 6 -Territoire I'.

ag I'' : amas glandulaire androgène 6 -Territoire I''.

Ci : coecums entériques.

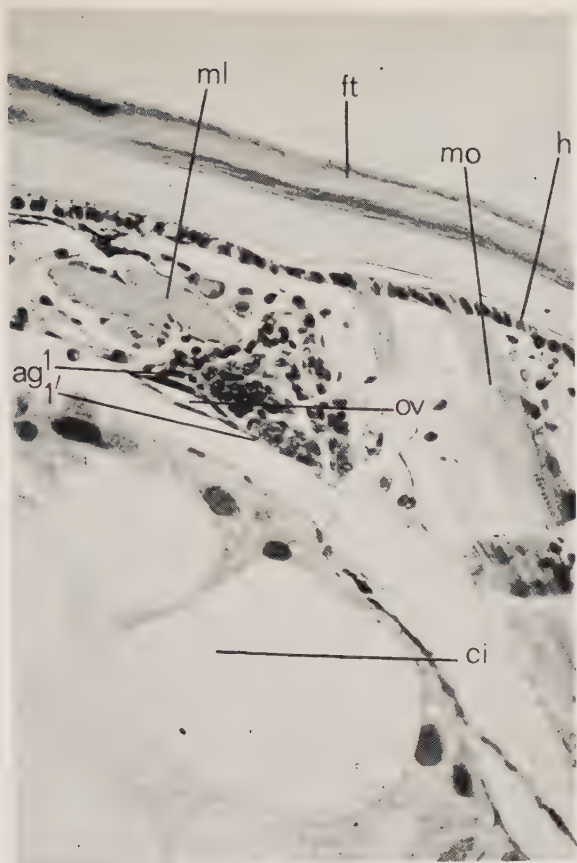
n : noyaux.

m : muscles.

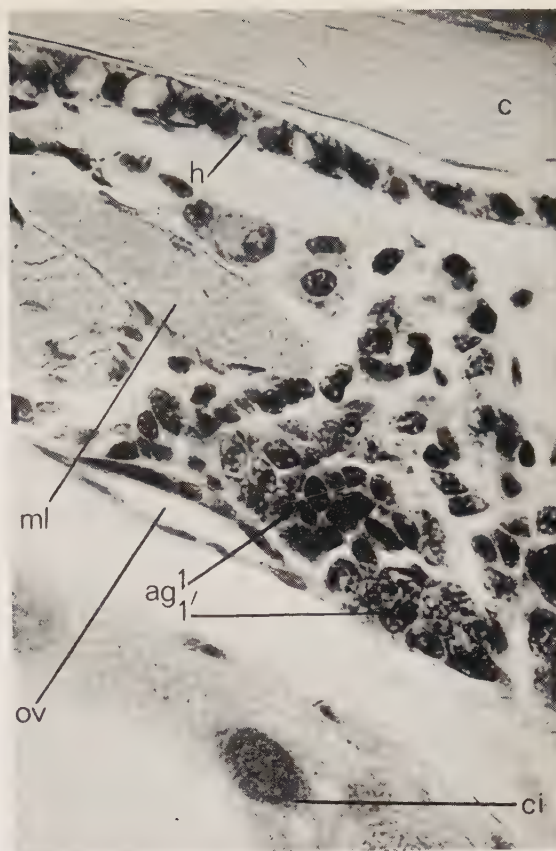
cd : canal défèrent.

i : intestin.

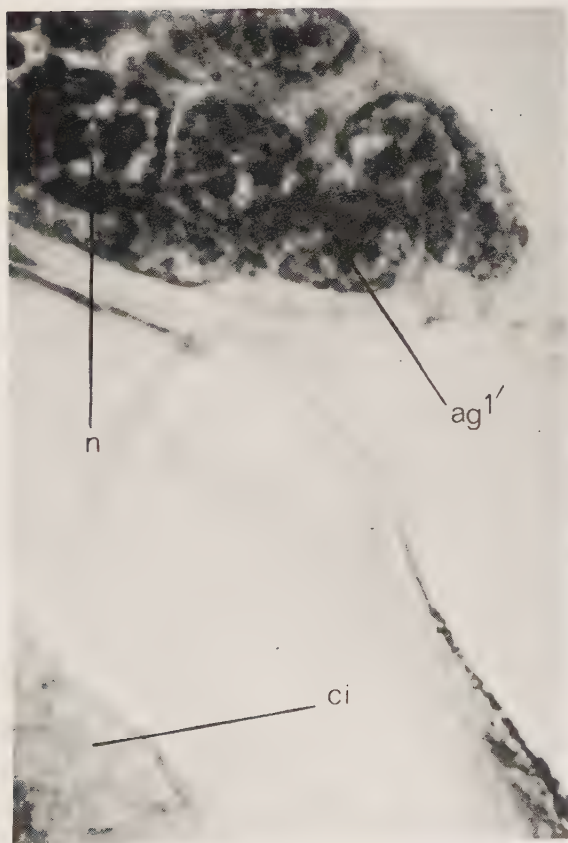
c : cuticule.



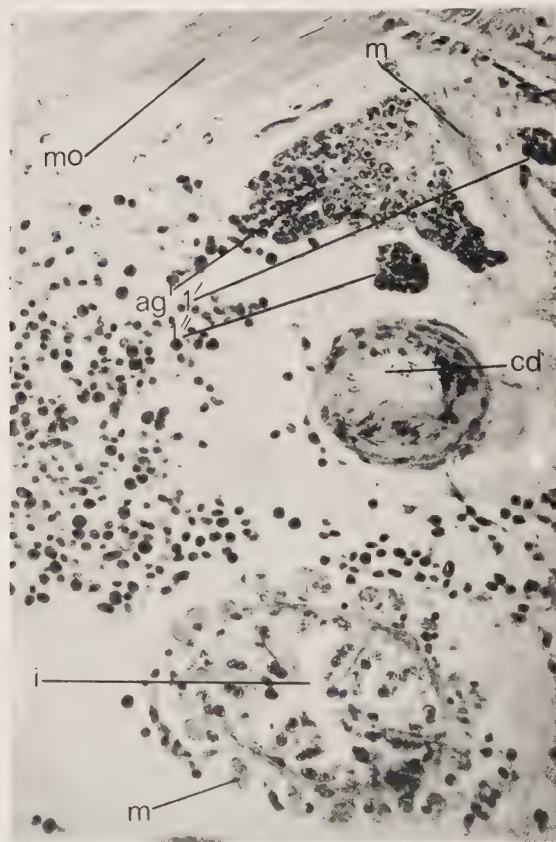
28



29



30



31

I) - Emetha Audouinii (Milne Edwards) :

Type : - Individu en phase mâle de 5,5 millimètres de long et 1,8 millimètres de large.

Pour chacune des deux gonades, les deux masses glandulaires symétriques sont bien visibles.

Celle du péréionite six, légèrement accolée chez cet animal au canal défèrent, est sensiblement de forme pyramidale. Débutant par une base assez large au niveau du canal défèrent antérieur, ce tissu se prolonge en direction opposée par une rangée plus ou moins régulière de cellules vers les muscles longitudinaux et obliques ; contre cette masse existe également une petite formation musculaire et elle s'étend sur 140 μ , avec un diamètre maximum de 80 à 90 μ environ. Toutefois, il convient de préciser que, dans certains cas chez d'autres individus, ce tissu glandulaire se trouve légèrement décollé du canal défèrent ; par ailleurs, se moulant sur le canal défèrent et le muscle voisin, il peut prendre parfois une forme sensiblement en croissant, bien visible en coupes histologiques transversales.

L'amas cellulaire du septième péréionite est également accolé contre le tractus génital mâle, en particulier au niveau de la portion antérieure de la vésicule séminale. De forme également pyramidale, triangulaire en coupe histologique transversale, plus rarement rectangulaire, cet amas est situé dans une zone délimitée par la vésicule séminale, le coeur dorsal, des muscles tergaux longitudinaux et des muscles obliques latéraux. Il mesure, chez l'animal pris comme type, 105 μ de long environ pour un diamètre maximum de 100 μ .

Les deux amas cellulaires, d'un même côté, sont séparés par une distance d'environ 84 μ , ne présentant que de très rares cellules apparemment glandulaires.

Autour de ces formations, on distingue du tissu conjonctif lâche avec de nombreuses cellules sanguines.

.../...

2) - Meinertia parallela (Otto) :

Type : - Individu en phase sexuelle mâle de 5,5 millimètres de long et 1,7 millimètres de large.

Les deux masses symétriques de tissu glandulaire sont bien développées et bien visibles.

Le premier amas est nettement décollé du canal défèrent, phénomène qui, comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), est certainement accentué par la pratique histologique. Situé dorsalement par rapport au tractus génital mâle, il est accolé à un vaisseau sanguin latéral provenant du vaisseau dorsal, et entouré de tissu conjonctif plus ou moins adipeux, avec des cellules sanguines. De forme sensiblement lenticulaire ou ovale, mesurant de 30 à 40 μ de diamètre environ, cet amas se prolonge approximativement sur 180 μ .

La deuxième masse glandulaire, celle du septième péréionite, est suivant les endroits contigue ou légèrement écartée du canal défèrent et de la vésicule séminale, au niveau de sa partie antérieure. Elle est toujours, par rapport à ces derniers, en position latéro-dorsale. La base de l'organe, du côté du tractus génital mâle, est généralement étroite. De structure en cordons cellulaires ou en massifs suivant les endroits, elle présente une forme sensiblement pyramidale de 100 μ de long environ et 80 à 90 μ pour la plus grande largeur.

Les deux formations d'un même côté de l'animal sont distantes de 140 à 150 μ environ. Au niveau de la zone intermédiaire, quelques très rares cellules apparemment glandulaires sont seulement visibles, au milieu d'un tissu conjonctif bien développé.

3) - Meinertia oestroides (Risso) :

Type : - Individu en phase sexuelle mâle mesurant 6 millimètres de long et 2 millimètres de large.

.../...

L'ensemble du tissu glandulaire, bien développé, est divisé en 4 masses distinctes, groupées par paires symétriques ; les deux formations d'une même paire sont séparées par un étranglement de quelques cellules seulement. L'ensemble est emballé dans un tissu conjonctif lâche, bien développé, renfermant de nombreuses cellules sanguines.

Le groupement proximal, de forme grossièrement arrondie, lenticulaire ou massif, est très légèrement décollé du canal défèrent correspondant auquel il est réuni par du tissu conjonctif. La même contiguité que pour les espèces précédentes s'observe par rapport à des vaisseaux sanguins latéraux. Ce premier amas se prolonge sur 160 à 170 μ environ et son diamètre maximum est d'environ 70 à 80 μ .

La deuxième masse est de structure plus irrégulière que la précédente ; Accolée au canal défèrent et à la portion antérieure de la vésicule séminale, elle se présente sous une forme massive, sensiblement courbée en croissant sur coupes transversales ; En massifs anastomosés, elle présente en outre une structure mamelonnée. Elle mesure de 160 à 165 μ de longueur, pour un diamètre maximum de 150 μ en moyenne.

Les deux formations sont séparées par une zone intermédiaire réduite, où l'on peut remarquer encore quelques rares cellules apparemment glandulaire, et s'étendant sur une distance de 20 μ environ.

4) - Mothocya epimerica Costa :

Type : - Individu en phase sexuelle mâle de longueur 5,3 millimètres et 2 millimètres de large.

Le tissu glandulaire est également séparé chez cette espèce en deux masses distinctes pour chacun des deux côtés du corps. Le premier amas mesure de 120 à 125 μ environ de long sur 100 μ environ pour le plus grand diamètre. Il est de forme lenticulaire, entouré par du tissu conjonctif abondant et légèrement décollé du canal défèrent correspondant, auquel il est réuni par un ensemble conjonctif très bien développé.

Cette formation est séparée du groupement cellulaire distal par une zone intermédiaire de 80 μ de long environ.

.../...

La deuxième masse est intimement accolée contre la partie antérieure de la vésicule séminale, dont elle épouse la forme sur son bord externe. En forme de pyramide à base courbe, elle mesure 80 μ environ de long sur 120 μ pour la plus grande largeur.

Chez cet animal, nous avons également observé un petit amas cellulaire, apparemment androgène, au niveau de l'extrémité distale de l'un des canaux déférents ; cet amas, relativement bien développé, qui comprenait de 4 à 5 cellules et qui présentait une forme sensiblement arrondie, mesurait une vingtaine de microns environ pour la plus grande largeur.

5). - Anilocra physodes (L.) :

Pour ce parasite, nous renvoyons aux indications fournies par REMY et VEILLET (1961), nos observations histologiques ayant montré sensiblement les mêmes figures que celles détaillées par les deux auteurs précités.

6) - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert :

Type : - Individu en phase sexuelle mâle de 11 millimètres de long et 3 millimètres de large.

Le tissu glandulaire, réparti en deux masses bien distinctes, est bien développé.

Le premier amas, accolé dorsalement à l'oviducte, qui lui-même, à cet endroit, occupe une position très dorsale, présente en coupes transversales une forme assez régulièrement triangulaire ; Il est localisé dans une zone délimitée par l'oviducte, les muscles tergaux longitudinaux, les muscles latero-obliques et l'hypoderme dorsal (Photographie N° 28). Il mesure de 70 à 80 μ pour la plus grande hauteur et 150 μ environ pour la base la plus étendue ; En outre, il s'étend sur 180 μ de long environ.

Cette première masse est séparée de la deuxième formation par une zone apparemment non glandulaire et purement conjonctive, s'étendant sur 420 μ environ.

.../...

Le deuxième amas cellulaire est situé au niveau de la vésicule séminale, dont il est un peu écarté, mais réuni par du tissu conjonctif. De forme lenticulaire, il se prolonge sur 150 μ environ et mesure 50 μ de haut et 150 μ environ pour le plus grand diamètre.

F) - HISTOLOGIE & CYTOLOGIE :

1) - Remarques préliminaires :

CHARNIAUX-COTTON, ZERBIB et MEUSY (1959), à propos de la glande androgène des Malacostracés, indiquent qu'en général "on rencontre un seul type de noyaux à chromatine dense, et mesurant de 3 à 10 μ de diamètre". Chez Orchestia gammarella (Pallas) en particulier, CHARNIAUX-COTTON décrit des noyaux mesurant de 7 à 8 μ de diamètre (CHARNIAUX-COTTON, 1957). En outre, précisons que les trois auteurs précités indiquent également que les figures de mitoses sont difficiles à observer : DEMEUSY (1960), chez Carcinus moenas (L.), en signale une seule ; CHARNIAUX-COTTON (1957) en observe quelques unes chez Orchestia gammarella (Pallas) et DUVEAU (1957), chez Nerocila geoffroyi Milne Edwards, également. CHARNIAUX-COTTON (in CHARNIAUX-COTTON, ZERBIB et MEUSY, 1959) précise que chez Lysmata elles sont nombreuses à certains moments.

En ce qui concerne plus particulièrement les Isopodes, BALESDENT-MARQUET (1964), à propos de la glande androgène d'Asellus aquaticus (L.), précise : "Les membranes cellulaires sont peu visibles, le cytoplasme peu abondant et basophile, les noyaux, de forme subsphérique, présentent des tailles variées de 2 à 10 μ , l'activité mitotique est réduite".

Au contraire, JUCHAULT (1966), et en particulier chez les Oniscoïdes, note un polymorphisme nucléaire très important suivant les espèces et chez une même espèce ; Rappelons en effet que l'auteur, chez certaines espèces (Trichoniscidae, par exemple), signale des noyaux de l'ordre de 2 à 5 μ , alors que chez d'autres Oniscoïdes comme Oniscus asellus, on observe des cellules pouvant présenter un diamètre nucléaire de 20 à 40 μ . En ce

.../...

qui concerne les variations dans une même espèce, rappelons par exemple les indications de l'auteur concernant l'espèce Armadillo officinalis : Chez cet Isopode, le diamètre des noyaux peut varier de 6 à 35 μ .

JUCHAULT signale enfin, chez Anilocra frontalis Milne Edwards, "des cellules à noyaux arrondis ou ovalaires mesurant de 8 à 13 μ de diamètre, à chromatine dense et avec un nucléole bien visible".

2) - Résultats personnels :

Chez les Cymothoïdae que nous avons examinés, les amas cellulaires manifestant une fonction androgène sont entourés par une membrane conjonctive très peu différenciée du tissu conjonctif périphérique, d'ailleurs plus ou moins adipeux et plus ou moins abondant suivant les cas. Il est en particulier très développé chez Mothocya epimerica Costa. Le cytoplasme des cellules est peu abondant et basophile et les membranes cellulaires sont souvent peu visibles. Dans certains cas, nous avons observé quelques rares figures de division ; cette dernière observation rejoint d'ailleurs certains résultats obtenus par JUCHAULT (1966) chez Anilocra frontalis Milne Edwards ; En effet l'auteur, après implantation de glandes androgènes d'individus en phase mâle à des individus en phase femelle, remarque que "les glandes androgènes autochtones présentent une zone centrale active, où l'on peut observer quelques divisions cellulaires".

Les noyaux sont riches en chromatine uniformément répartie sous forme de petits amas. Il existe également un nucléole généralement bien visible. En outre, les noyaux présentent un polymorphisme net, en rapport avec le cycle d'évolution de l'amas cellulaire.

La taille des noyaux est assez uniforme, chez les divers représentants de la famille ; Cette seule taille peut être convenablement évaluée (En effet, il est souvent très difficile d'évaluer la taille des cellules).

Ainsi, chez les trois espèces, Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso), nous avons remarqué qu'elle varie entre 5 et 12 μ environ. Les variations s'étendent de 5 à 11 μ environ chez Mothocya epimerica Costa et de 7 à 14 μ chez

Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert. En outre, rappelons que chez "Meinertia oestroides" (incertae sedis), BONNENFANT signale des noyaux de 7 à 9 μ de diamètre et que pour Anilocra fontalis Milne Edwards, JUCHAULT observe des noyaux de 8 à 13 μ . Ce sont les mêmes variations qui semblent exister chez les Anilocres étudiées par REMY et VEILLET, si l'on considère les figures données par ces deux auteurs.

Par conséquent, les Cymothoidae sont sensiblement conformes au schéma qui a été observé chez les autres Crustacés ; Ils se rapprochent en particulier des Amphipodes et particulièrement de Talitrus saltator (Montagu), chez qui les noyaux peuvent varier de 6 à 16 μ (MONTAUFIER in CHARNIAUX-COTTON, ZERBIB et MEUSY, 1959), et principalement en ce qui concerne les parasites buccaux, de l'Aselle, Asellus aquaticus (L.) qui présente des noyaux de 2 à 10 μ .

Par contre, ils diffèrent nettement de certains Oniscoides tels que Oniscus asellus L., Porcellio dilatatus Brandt, Porcellio monticola Lereboullet et Armadillo officinalis Dumér., chez lesquels LEGRAND et JUCHAULT (LEGRAND et JUCHAULT, 1960 - JUCHAULT, 1966) décrivent de nombreuses cellules pouvant présenter un diamètre nucléaire de 20 à 40 μ .

D'ailleurs, notons que BALESSENT-MARQUET (1960) estime que les cellules énormes décrites par les deux auteurs précités sont certainement constitutives de la paroi du testicule. En fait, nous pouvons préciser qu'elles se rapprochent des cellules bordantes à noyaux "gigantesques" que nous avons observées chez certains Cymothoidae. Rappelons que chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert par exemple, nous avons observé que la taille de ces éléments pouvait s'étendre de 20 à 40 μ environ. Ces résultats se rapprochent de la même façon de ceux obtenus par BALESSENT-MARQUET, chez l'Aselle, en ce qui concerne les "cellules pariétales" des utricules testiculaires et des vésicules séminales d'une part, de la "glande de la vésicule séminale" d'autre part.

G) - LES AMAS GLANDULAIRES ABDOMINAUX :

(Photographies n° 23, 32, 33, 34 et 35).

En 1961, au cours de l'étude de la glande androgène "d'Anilocra

.../...

- P H O T O G R A P H I E S 32 à 35 -
=====

Photographie 32 : - Mothocya epimerica Costa.

Amas glandulaires abdominaux. Vue topographique.

10 x 10.

Photographie 33 : - Mothocya epimerica Costa.

Amas glandulaire abdominal - Détail.

10 x 25.

Photographie 34 : - Emetha Audouinii (Milne Edwards).

Amas glandulaires abdominaux - vue topographique.

10 x 10.

Photographie 35 : - Emetha Audouinii (Milne Edwards).

Amas glandulaire abdominal - Détail.

10 x 25.

vsd : vaisseau sanguin dorsal.

sp : septum péricardique.

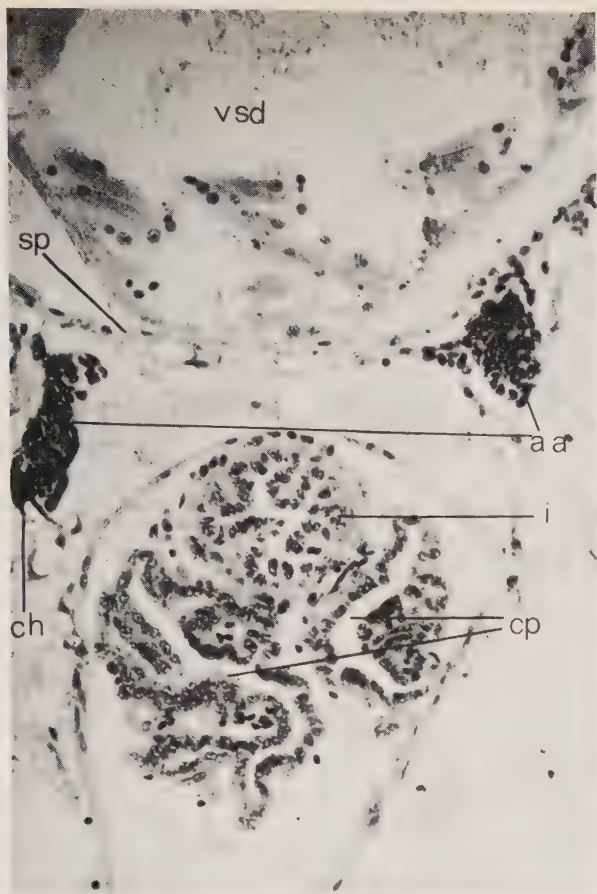
aa : amas glandulaire abdominal.

cp : coecums postérieurs.

i : intestin.

ch : cellules pigmentaires.

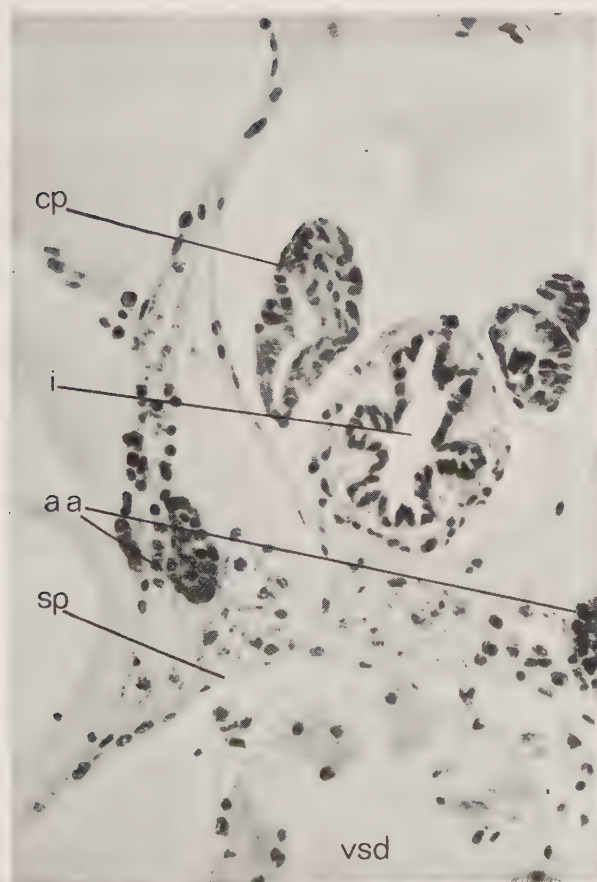
n : noyaux.



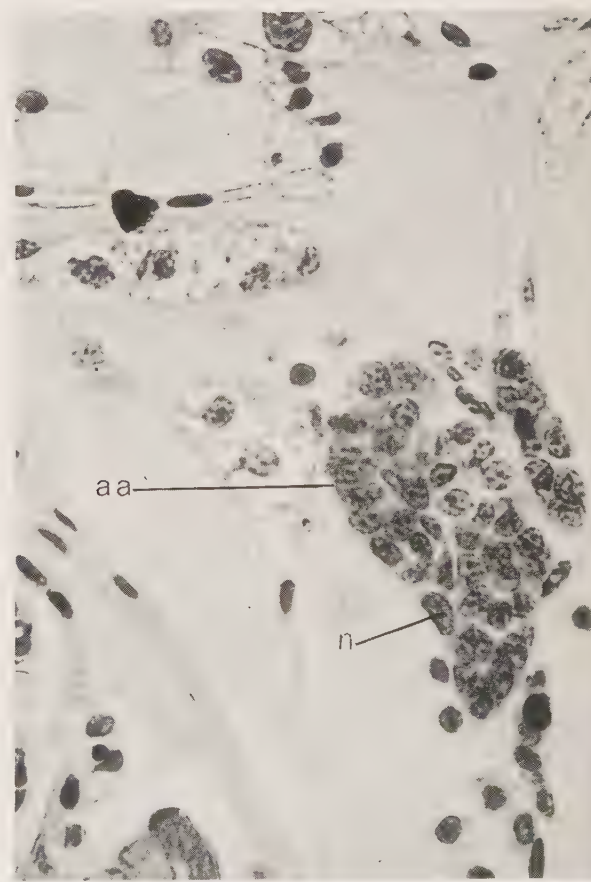
32



33



34



35

physodes", REMY et VEILLET observent la présence "dans la région postérieure de l'abdomen, de chaque côté d'un organe impair médian,.... de deux massifs de ressemblance assez grande avec la glande androgène et possédant les mêmes caractères". A priori et d'après les résultats histologiques obtenus, les deux auteurs précités rapprochent ces deux massifs des "organes globuligènes" décrits par BRUNTZ (1907) chez certains Isopodes.

Chez les six espèces de Cymothoidae que nous avons examinées, et à la suite des observations de REMY et VEILLET, nous avons retrouvé cet amas cellulaire abdominal et pair.

Ces formations sont situées au niveau du premier segment du pléon ; En général, directement appendues au septum péricardique, ou parfois rattachées à celui-ci par l'intermédiaire de tractus conjonctifs, elles sont localisées sous le vaisseau dorsal, de part et d'autre du tube digestif, à un niveau correspondant à la zone où sont également localisés les deux coecums postérieurs.

Les caractéristiques histologiques de ces amas cellulaires sont sensiblement identiques à celles des glandes du péréion. Les noyaux circulaires ou ovalaires sont de même taille et semblables ; en ce qui concerne la taille de ces amas abdominaux, elle est plus réduite que celle des amas du péréion. Par exemple chez Emetha Audouinii (Milne Edwards) et pour un individu en phase mâle mesurant 5,5 millimètres de long, la masse glandulaire abdominale de l'un ou l'autre des côtés du corps mesure 85 μ environ, alors que les dimensions des amas androgènes sont approximativement 140 μ pour le premier et 105 μ pour l'amas postérieur.

Les résultats que nous avons obtenus jusqu'à présent ne nous permettent cependant pas d'attribuer à ces formations symétriques abdominales, une quelconque fonction androgène. Les résultats obtenus par l'étude histologique de l'évolution de ces formations, ainsi que par des implantations chez des animaux en phase sexuelle femelle, sont différents de ceux obtenus pour les amas du péréion et ne rendent absolument pas compte d'une

.../...

corrélation avec la sexualité mâle. Nous continuerons donc à les désigner sous les termes "organes globuligènes abdominaux" en nous rapportant aux résultats obtenus par BRUNTZ chez certains autres Isopodes.

IV) - L' ACTION HORMONALE ANDROGENE : ETUDE EXPERIMENTALE :

A) - INTRODUCTION :

De nombreuses formations, que les caractères histologiques permettent d'assimiler à priori à des formations glandulaires androgènes, ont donc été à l'heure actuelle décrites chez de nombreux Isopodes. Plus rares, cependant, ont été les vérifications expérimentales apportées à l'appui d'observations histologiques. Toutefois, des tests physiologiques d'activité sécrétoire androgène ont été réalisés par LEGRAND (1958), KATAKURA (1959), SHIMOIZUMI (1961), DE LUCA et PATANE (1961), chez les Oniscoides de la série Ligienne, et les résultats obtenus ont été étendus par JUCHAULT (1966) aux Oniscoides de la série Tylienne. En ce qui concerne les Isopodes aquatiques, dulçaquicoles ou marins, des recherches ont été poursuivies par BALESDENT-MARQUET (1958 - 1960 - 1964) chez Asellus aquaticus (L.), chez les Flabellifères Sphaeromatidae et les Anthuridae par JUCHAULT (1966), et chez les Valvifères par TINTURIER - HAMELIN (1964), TRILLES (1964) et REIDENBACH (1965 - 1966 - 1967).

En ce qui concerne les Isopodes Cymothoidae, seuls LEGRAND et JUCHAULT (1966) ont réalisé une telle vérification pour l'amas glandulaire du péréionite VII de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards, ce qui a permis aux auteurs précités de conclure à une "intervention directe de la glande androgène dans la différenciation sexuelle mâle".

Toutefois, à la suite des divers résultats que nous avons obtenus chez les représentants de cette famille, il fallait encore tester l'activité hormonale spécifique des deux formations thoraciques décrites, ainsi que le rôle éventuel des amas cellulaires abdominaux . D'autre part, les

.../...

caractéristiques biologiques souvent assez variables d'une espèce à l'autre nous ont amené à comparer les résultats expérimentaux que l'on pouvait obtenir dans ce sens, respectivement chez les Cymothoadiens buccaux et les parasites de surface.

Nous avons pour cela réalisé des hétérogreffes d'amas glandulaires thoraciques VI et VII et de formations glandulaires abdominales, d'individus au stade de puberté mâle chez des individus en phase sexuelle femelle. Trois espèces ont été retenues : Emetha Audouinii (Milne Edwards), Meinertia parallela (Orto) et Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.

A la suite des implantations, les parasites buccaux, pour les raisons que nous avons déjà indiquées, ont été élevés hors des poissons hôtes ; afin de pouvoir raisonnablement comparer les résultats obtenus et savoir si cet état pouvait influencer sur les résultats expérimentaux, nous avons, dans le cas des parasites de surface, étudié deux lots d'animaux : les premiers, après implantation, ont été élevés sur les poissons hôtes (Mugilidae) ; un second lot comprenait des parasites qui furent élevés hors de l'hôte, comme dans le cas des Cymothoadiens buccaux. Une fois sacrifiés, tous les animaux ont été étudiés histologiquement et par dissections.

L'étude de l'évolution sexuelle des diverses espèces retenues, nous a permis de remarquer que le caractère qui est le plus sensible à l'hormone androgène paraît être l'activité spermatogénétique. C'est elle que nous avons principalement considérée chez les animaux porte-greffes et à la suite des implantations ; elle nous a servi de terme de référence. D'ailleurs, c'est une observation analogue que JUCHAULT (1966) a effectuée chez Anilocra frontalis Milne Edwards.

Au contraire, les appendix masculina, à cause des diverses variations générales ou individuelles qu'ils peuvent présenter, tant au point de vue de leur présence que de leur évolution, ne paraissent pas constituer un critère satisfaisant.

.../...

B) - ETUDES EXPERIMENTALES :

1) - NEROCILA Orbignyi Schioedte et Meinert :

Deux lots d'animaux, en phase sexuelle femelle, ont été expérimentés ; Chacun comprenait 25 individus. Pour chaque lot, 10 parasites ont reçu un implantat de deux amas glandulaires thoraciques VI, 10 individus ont reçu deux greffons d'amas glandulaires thoraciques VII, et 5 un implantat de deux organes glandulaires abdominaux. Les individus correspondant au premier lot ont été élevés sur des poissons Mugilidae, et les autres furent gardés libres.

Des individus témoins ont été mis en élevage dans les mêmes conditions et ils ont été sacrifiés en même temps que les individus ayant subi des greffes.

a) - Implantation de l'amas glandulaire thoracique VII :

- Parmi les animaux élevés hors des poissons hôtes, 7 ont survécu à l'opération, soit 70 %, pendant un temps suffisant pour permettre des observations intéressantes. Leurs tailles étaient comprises entre 18 et 22 millimètres, en ce qui concerne la longueur totale. Ils ont été sacrifiés et étudiés de 20 à 40 jours après l'implantation.

Chez cinq individus, nous avons observé une reprise de l'activité spermatogénétique : au niveau de quatre utricules testiculaires, dans la majorité des cas soit chez quatre parasites ; un seul individu a présenté l'ensemble des six utricules testiculaires en activité.

- Parmi les animaux mis en expérience et élevés sur les poissons hôtes, 8 ont survécu à l'implantation, ce qui correspond à un pourcentage de survie de 80 %. Leurs tailles respectives oscillaient entre 18,5 et 25 millimètres ; comme les précédents, ils ont été sacrifiés et étudiés de 20 à 40 jours après la greffe glandulaire.

Sept parasites, parmi les huit qui ont survécu, ont présenté une

.../...

restauration partielle de l'activité spermatogénétique : chez trois individus, la spermatogénèse a repris au niveau de six utricules testiculaires, au niveau de cinq ampoules testiculaires chez un individu et de quatre chez les parasites restants.

b) - Implantation de l'amas glandulaire thoracique VI :

- Sur 10 individus ayant subi une hétérogreffe glandulaire et élevés par la suite hors des poissons hôtes, 5 seulement ont survécu, ce qui correspond à un pourcentage de survie de 50 %. Les tailles de ces parasites oscillaient entre 19 et 21 millimètres ; ils furent sacrifiés au bout de 20 à 35 jours.

Parmi les cinq parasites ayant survécu à l'opération, trois ont présenté une restauration de l'activité spermatogénétique, au niveau de quatre urnes testiculaires seulement.

- Sur 10 individus mis en expérience et élevés sur les poissons hôtes, 7 ont survécu à l'opération pendant un temps suffisant, soit un pourcentage de 70 %. Leurs longueurs totales étaient comprises entre 17,5 et 25 millimètres. Les animaux ont été sacrifiés de 20 à 40 jours après l'implantation.

L'étude histologique et par dissections des animaux opérés a révélé une restauration de l'activité spermatogénétique chez quatre d'entre eux : un individu présentait une reprise de la spermatogénèse au niveau de deux utricules seulement, et les trois autres au niveau de quatre utricules testiculaires.

c) - Implantation d'amas glandulaires abdominaux :

- Pour l'ensemble des 10 animaux qui ont subi une greffe, huit ont survécu à l'opération ; quatre ont été fixés sur des poissons Mugilidae et quatre furent conservés libres. Leurs tailles respectives étaient comprises entre 18,5 et 23 millimètres. Sacrifiés au bout de 20 à 40 jours et dans les mêmes conditions que les animaux précités, aucun n'a présenté de restauration de l'activité spermatogénétique.

.../...

Chez les parasites qui présentent une restauration plus ou moins générale de l'activité spermatogénétique, au sein des utricules testiculaires, on observe les divers stades de cette activité, et en particulier des spermatozoïdes qui restent généralement dans les utricules et n'atteignent pas le stock résiduel de la vésicule séminale ; chez les individus témoins, au contraire, individus sacrifiés en même temps et dans les mêmes conditions que les animaux qui ont subi des implantations, les ampoules testiculaires sont toujours dégénérées, fripées, sans aucune spermatogénèse.

2) - EMETHA Audouinii (Milne Edwards) :

Chez ce parasite, appartenant à la catégorie écologique des parasites "buccaux", nous avons, comme dans le cas de l'espèce précédente, réalisé des implantations d'amas glandulaires thoraciques VI et VII et d'amas glandulaires abdominaux.

- 20 parasites en phase sexuelle femelle ont reçu un implantat de deux amas glandulaires thoraciques VII.
- 20 parasites en phase sexuelle femelle ont reçu un implantat de deux amas glandulaires thoraciques VI.
- 10 parasites en phase sexuelle femelle ont reçu deux greffons d'amas glandulaires abdominaux.

Tous les individus expérimentés ont été élevés hors des poissons hôtes.

a) - Implantation d'amas glandulaire thoracique VII :

- 14 individus ont survécu à l'opération, ce qui correspond à un pourcentage de survie de 70 %. Elevés hors des poissons hôtes, ils ont été sacrifiés de 20 à 32 jours après l'implantation ; leurs tailles étaient comprises entre 16 et 18 millimètres.

Parmi ces parasites, neuf ont présenté une restauration faible de

.../...

l'activité spermatogénétique : trois au niveau d'un seul utricule testiculaire pour l'ensemble des deux gonades et les six autres au niveau de deux urnes testiculaires seulement.

b) - Implantation de l'amas glandulaire thoracique VI :

- 11 individus ont survécu à l'implantation soit un pourcentage de survie de 55 %. Leurs tailles étaient comprises entre 13 et 18 millimètres et ils ont été sacrifiés et examinés de 20 à 34 jours après avoir subi les greffes.

Parmi ceux-ci, quatre seulement ont présenté une restauration faible de l'activité spermatogénétique et au niveau d'une seule ampoule testiculaire, qui reste relativement réduite dans tous les cas.

c) - Implantation de l'amas glandulaire abdominal :

- Sur les 10 parasites ayant subi des implantations, 7 ont survécu pendant un temps suffisant permettant des observations valables, ce qui correspond à un pourcentage de survie de 70 %. Leurs tailles oscillaient entre 13 et 16 millimètres ; ils ont été sacrifiés dans les mêmes conditions que les précédents, 20 à 34 jours après les implantations ; aucune restauration de l'activité spermatogénétique n'a pu être décelée.

- 0 -

Dans le cas des animaux expérimentés et qui ont subi des hétérogreffes glandulaires, ceux qui présentent une restauration de l'activité spermatogénétique montrent divers stades d'activité dans le ou les utricules correspondants, mais en général les spermatozoïdes sont rares.

Au contraire, les individus témoins, sacrifiés en même temps que les animaux implantés, présentent des utricules testiculaires très réduits

.../...

ou complètement dégénérés ; néanmoins ils peuvent être encore bien visibles, mais toujours sans activité spermatogénétique discernable.

3) - MEINERTIA parallela (Otto) :

Des expériences ont également été entreprises chez un autre parasite "buccal", Meinertia parallela (Otto).

- 20 parasites, en phase sexuelle femelle, ont reçu un implantat de deux amas glandulaires thoracique VII.
- 20 parasites, en phase sexuelle femelle, ont reçu un implantat de deux amas glandulaires thoraciques VI.
- 10 parasites, en phase sexuelle femelle, ont reçu un implantat de deux amas glandulaires abdominaux.

Les organes implantés ont été prélevés chez des animaux au stade de puberté mâle et les animaux qui ont survécu à l'opération ont été élevés hors des poissons hôtes, comme dans le cas de l'espèce précédente.

a) - Implantation de l'amas glandulaire thoracique VII :

- 16 individus ont survécu à l'implantation, ce qui correspond à un pourcentage de survie de 80 %. Leurs tailles oscillaient entre 15 et 23 millimètres ; ils ont été sacrifiés et examinés de 20 à 40 jours après les greffes.

12 parasites ont présenté une reprise faible de l'activité spermatogénétique : cinq au niveau d'un seul utricule testiculaire et les autres, au niveau de deux urnes testiculaires pour l'ensemble des deux gonades.

b) - Implantation de l'amas glandulaire thoracique VI :

- 12 parasites ont survécu à la greffe glandulaire, ce qui correspond à un pourcentage de survie équivalent à 60 %. Leurs longueurs totales é-

.../...

taient comprises entre 15 et 21,5 millimètres et ils ont été sacrifiés de 20 à 32 jours après l'implantation.

6 seulement ont présenté une reprise faible de l'activité spermatogénétique ; 5 au niveau d'un seul utricule testiculaire pour l'ensemble des deux gonades et seulement un individu au niveau de deux utricules.

c) - Implantation de l'amas glandulaire abdominal :

- Sur les 10 animaux ayant subi des hétérogreffes, 6 individus ont survécu à l'opération pendant un temps suffisant, soit un pourcentage de survie équivalent à 60 %. Leurs tailles respectives étaient comprises entre 14 et 25 millimètres et ils ont été examinés de 20 à 40 jours après l'implantation.

Aucun n'a montré de restauration, même faible, de l'activité spermatogénétique.

- 0 -

Chez les animaux opérés, les observations, au niveau des urnes testiculaires, sont sensiblement analogues à celles concernant l'espèce précitée.

Au contraire, chez les témoins qui ont été sacrifiés en même temps et dans les mêmes conditions que les animaux ayant subi des implantations, les ampoules testiculaires sont souvent encore visibles, mais réduites, et sans aucune activité spermatogénétique.

c) - CONCLUSIONS :

Par conséquent, les résultats précédents rendent compte d'un certain nombre de faits intéressants : Ainsi ,

.../...

- En ce qui concerne d'abord les amas glandulaires qu'une étude histologique et anatomique des animaux au stade de puberté mâle permet d'observer au niveau des segments thoraciques VI et VII et au niveau du pléon, les expériences d'hétérogreffes d'individus au stade de puberté mâle à des individus en phase sexuelle femelle montrent que les deux premiers seulement présentent un rôle hormonal androgène ; Par contre, les formations glandulaires abdominales ne semblent pas posséder cette propriété.

D'ailleurs, il semble bien que l'action androgène la plus manifeste se situe, tant chez les parasites "buccaux" que de "surface", au niveau des amas cellulaires du VII péréionite.

- D'autre part, la comparaison des résultats obtenus respectivement chez les Cymothodiens buccaux (Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto)) et le parasite de surface (Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert) (Auxquels nous pouvons associer, dans ce dernier cas, les résultats obtenus par JUCHAULT (1966) chez Anilocra frontalis Milne Edwards), permet de se rendre compte que l'implantation de "glandes androgènes" est toujours accompagnée d'une réaction plus intense chez les parasites de surface ; Chez les parasites buccaux, la restauration de la phase sexuelle mâle, en particulier au niveau des urnes testiculaires, est toujours beaucoup plus faible.

Ces résultats ne sont pas sans rappeler ceux obtenus par BALESDENT et VEILLET (1957) chez quelques Orchestia hermaphrodites. Ainsi, les auteurs ont remarqué que la sécrétion androgène semble plus importante chez Orchestia gammarella (Pallas) que chez Orchestia cavimana (Heller). En effet, BALESDENT et VEILLET ont implanté des glandes androgènes d'Orchestia gammarella (Pallas) à des mâles d'Orchestia cavimana (Heller) et ils ont constaté la disparition des ovocytes et la réduction de l'ampoule ovarienne à un simple filet, alors qu'ils sont représentés chez les animaux indemnes.

A la suite des résultats obtenus chez les Cymothodiens,

.../...

il paraît possible d'admettre l'existence d'une sécrétion androgène plus faible chez les parasites buccaux que chez les parasites de surface, sécrétion dont le taux est certainement en rapport avec une activité neurohormonale spécifique. Chez les Cymothodiens buccaux, cette sécrétion, une fois commencée l'évolution dans le sens femelle des individus, doit être insuffisante pour pouvoir induire une nouvelle spermatogénèse nette. D'ailleurs, les résultats obtenus peuvent rendre compte, dans une certaine mesure, des modalités spécifiques variables de l'évolution postlarvaire de ces parasites.

Il est cependant probable que la sensibilité du récepteur à l'hormone androgène doit intervenir pour régler l'intensité de la réaction ; Ainsi, nous avons vu que les Cymothodiens buccaux, au cours de l'inversion sexuelle, voyaient leurs diverses potentialités mâles regresser plus rapidement et plus nettement que les parasites de surface. Chez les premiers, l'inversion sexuelle doit être difficilement réversible, une fois l'involution mâle déclenchée.

Au contraire, le cas des parasites de surface se rapproche davantage (en particulier en ce qui concerne l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert) de celui correspondant à l'hermaphroditisme protérandrique puis simultané des Oniscoïdes Rhyscotidae, étudiés par JOHNSON (1961) et LEGRAND, JOHNSON et JUHAULT (1966).

Toutefois, si à la suite des résultats obtenus, des variations spécifiques dans le taux de la sécrétion hormonale androgène peuvent être difficilement mises en doute, un autre phénomène caractéristique paraît intervenir spécifiquement pour régler le déroulement de l'évolution postlarvaire des Cymothoïdae ; Il s'agit des modalités variables intervenant dans l'évolution structurale des amas glandulaires eux-mêmes.

V) - EVOLUTION DES AMAS GLANDULAIRES, AU COURS DE L'EVOLUTION SEXUELLE
DES INDIVIDUS :

A) - INTRODUCTION :

L'évolution de ces formations a été suivie par REMY et VEILLET (1961) chez certaines Anilocres de Méditerranée et par JUHAULT (1966) chez Anilocra frontalis Milne Edwards de Roscoff. BONNENFANT (1961), qui a pour la première fois signalé une "glande androgène" chez les Cymothoïdae, a d'autre part étudié son involution en rapport avec le changement de sexe, chez un parasite appartenant à la catégorie écologique des parasites buccaux.

L'étude de l'évolution sexuelle nous a permis de mettre en évidence des différences sensibles entre les espèces que nous avons choisies pour notre étude. A la suite des observations de LEGRAND et JUHAULT (1961) et JUHAULT (1966) chez Anilocra frontalis Milne Edwards, les résultats expérimentaux que nous avons obtenus chez trois espèces distinctes de Cymothoïdae, nous ont d'autre part montré que les modalités diverses de l'existence d'un hermaphroditisme protérandrique étaient liées, en particulier, à une action androgène spécifique manifestée par certains amas cellulaires. Il restait cependant à connaître qu'elles pouvaient être la liaison exacte entre l'évolution structurale de ces formations, reflétant leur état d'activité, et le cycle sexuel de ces parasites.

Pour cette raison, nous avons étudié l'évolution des amas cellulaires qui manifestent un rôle sécrétoire androgène, chez les parasites retenus.

B) - RESULTATS :

1) - EMETHA Audouinii (Milne Edwards) :

Chez ce Cymothoadien, nous avons précisé que l'évolution sexuelle post-larvaire était marquée par la succession de cinq stades

.../...

distincts, que nous avons définis comme correspondant physiologiquement à un stade de puberté mâle, de prolongation de la puberté mâle, de transition, de puberté femelle et de prolongation de la puberté femelle. A ces différents stades, correspondent les limites métriques moyennes suivantes :

- (- 4 à 6 millimètres : Puberté mâle.
- (- 6 à 8 millimètres : Prolongation de la puberté mâle.
- (- 8 à 11 millimètres : Etape de transition.
- (- 11 à 14 millimètres : Puberté femelle.
- (- 14 à 20 millimètres : Prolongation de la puberté femelle.

Ces différents stades nous ont servi de points de repères pour l'étude de l'évolution des amas cellulaires glandulaires.

a) - Stade de puberté mâle :

Ce stade est marqué par une évolution complète des appareils génitaux interne et externe mâles ; L'activité spermatogénétique est intense et les appendix masculina sont bien développés ; il en est de même des appendices copulateurs. Par contre, la partie ovarienne qui commence à augmenter en taille vers la fin du stade, est encore réduite et il n'y a normalement pas encore de vitellogénèse.

En ce qui concerne les formations glandulaires thoraciques :

- Chez les animaux dont les tailles avoisinent 4 millimètres, les deux masses glandulaires symétriques sont déjà bien visibles ; au début, elles sont toutefois relativement peu développées, avec seulement quelques cellules ; les noyaux des cellules sont souvent clairs. Le premier amas est généralement assez écarté du canal défèrent et mesure 50 μ de long environ ; le deuxième, par contre, est plus contigu au tractus génital mâle et mesure de 70 à 80 μ de long environ. Les deux formations sont séparées par une distance de 40 μ en moyenne.

- Au cours du développement ultérieur, chez ces animaux, les amas glandulaires vont s'accroître ; ils sont bien développés et typiques avec des noyaux bien visibles et granuleux mesurant pour la plupart de 8 à 10 μ ;

.../...

de forme ovalaire ou arrondie, ils sont serrés les uns contre les autres. Le premier amas glandulaire, toujours bien développé, est également toujours assez écarté du canal défèrent, auquel il est relié encore parfois, chez les plus petits animaux, par un tractus assez bien visible, très fin, à noyaux ovalaires, et qui est certainement une subsistance du tractus initial du sixième péréionite. Suivant les individus, cette première masse pourra mesurer de 100 à 180 μ de long ; le deuxième amas cellulaire, le plus souvent intimement accolé à la vésicule séminale et au canal défèrent, est également bien développé et mesure de 90 à 130 μ de long. Les deux formations sont séparées par une distance variable, généralement comprise entre 80 et 140 μ .

b) - Stade de prolongation de la puberté mâle :

Ce stade est à son tour marqué, comme nous l'avons vu, par une nette persistance de l'activité spermatogénétique ; ces parasites peuvent encore fonctionner comme mâles. On note cependant déjà une réduction plus ou moins sensible de l'activité mâle, au niveau des glandes génitales, qui va de pair avec un abaissement du taux de croissance relative des appendix masculina et un début de l'activité vitellogénétique dans certains ovocytes.

Les amas glandulaires thoraciques sont encore bien développés chez ces animaux, mais souvent on remarque que les noyaux, toujours normaux cependant, sont un peu plus lâches par rapport à ce que l'on observe chez les parasites au stade précédent. La disposition des amas est sensiblement la même ; leur taille est toutefois généralement augmentée : la première masse peut mesurer de 180 à 250 μ , ainsi que la deuxième, et la distance séparant les deux formations est très variable, pouvant osciller entre 100 et 400 μ .

c) - Stade de transition :

Ce stade de passage entre la phase sexuelle mâle et la

phase sexuelle femelle se traduit, en particulier, par une diminution très intense de l'activité spermatogénétique, par une réduction des appendices copulateurs et des appendix masculina, ces derniers disparaissant au cours de ce stade. Un début d'accumulation de tissu adipeux au niveau de la face sternale est également accompagné d'un développement net au niveau de la partie ovarienne des gonades, dont certains ovocytes présentent déjà une vitellogénèse active et avancée.

Chez ces parasites, les masses glandulaires correspondantes sont encore bien visibles, bien développées, mais paraissent par place en dégénérescence, en particulier au niveau de la portion proximale et intermédiaire du premier amas, au niveau de la partie proximale et de la portion distale du deuxième. Au niveau de ces zones importantes, de nombreux noyaux apparaissent relativement très écartés les uns des autres ; leur forme est généralement polygonale et ils prennent uniformément et intensément les colorants histologiques ; en moyenne, leurs tailles sont comprises entre 5 et 8 μ et le cytoplasme des cellules correspondantes n'est généralement pas visible. Ailleurs que dans ces zones marquées par un phénomène dégénératif, les masses glandulaires sont normales, bien développées, à noyaux normaux, granuleux, serrés les uns contre les autres et mesurant, pour la plupart, de 8 à 12 μ de diamètre.

La taille des formations est sensiblement la même que celle correspondant aux animaux précités ; elle oscille autour de 220 μ en moyenne ; en outre, les deux masses sont distantes de 400 à 500 μ environ, suivant les animaux.

d) - Stade de puberté femelle :

A ce stade, les parasites présentent la morphologie typique de la phase sexuelle femelle ; les glandes génitales sont des ovaires fonctionnels, mais les restes des utricules testiculaires sont encore visibles, très réduits ; le canal défèrent est très fin ; on ne distingue plus de vésicule séminale ; en outre, les parasites à ce stade ne possèdent plus d'appendix masculina.

Chez ces animaux, les amas glandulaires thoraciques sont encore présents et repérables ; ils sont cependant très écartés du canal défèrent et par suite de l'élargissement du péréion, tendent à se localiser au niveau de la face interne tergale, contre les muscles longitudinaux.

Dans de nombreuses cellules, le cytoplasme est souvent peu ou pas visibles ; les noyaux sont assez écartés et pour une grande partie se colorent uniformément. Comme au stade précédent, ils mesurent alors de 5 à 8 μ de diamètre.

Cependant, les deux masses cellulaires sont encore bien développées en volume et comparables, de ce point de vue, à ce que l'on observe pour les parasites au stade suivant.

e) - Stade de prolongation de la puberté femelle :

Chez ces animaux, le développement ovarien est identique à celui caractérisant les animaux précédents. Par contre, les utricules testiculaires sont dégénérés et généralement pas visibles. Il en est de même des restes du canal défèrent qui, encore visible sous la partie ovarienne, se perd ensuite dans le tissu adipeux ventral.

Les formations glandulaires thoraciques sont encore repérables ; elles sont cependant très écartées du canal défèrent ; du fait de l'élargissement du péréion, elles tendent à se localiser au niveau de la face interne tergale, contre les muscles longitudinaux, dans les péréionites VI et VII.

La première formation, de taille variable suivant les individus, mesure en moyenne 450 μ de long. Elle présente une morphologie assez semblable à celle caractérisant les amas cellulaires thoraciques des animaux précédents ; ainsi, les noyaux sont granuleux, à chromatine régulièrement répartie, de taille normale et ils sont serrés les uns contre les autres, au niveau d'une zone médiane. Au centre de celle-ci, l'ensemble est vacuolisé et souvent on ne reconnaît qu'un réseau conjonctif avec

des cellules très écartées les unes des autres, sans cytoplasme visible ; les noyaux se colorent uniformément et mesurent alors environ 5 μ de diamètre. A la périphérie des amas glandulaires, on remarque que de nombreux noyaux sont écartés les uns des autres et déformés comme dans le cas précédent ; D'ailleurs, une vacuolisation importante des amas est à ce niveau manifeste et les noyaux passent insensiblement au tissu adipeux environnant.

La deuxième masse présente une structure et une disposition homologable à la précédente. Suivant les animaux, elle se prolonge sur 350 à 400 μ en moyenne et les deux masses sont nettement séparées par une zone intermédiaire qui s'étend sur 700 à 900 μ et parfois davantage (1 millimètre environ). Ceci est dû à l'allongement net du péréion, qui n'est pas suivi d'une augmentation proportionnelle des amas glandulaires correspondants.

- o -

Au contraire, durant cette évolution, les masses glandulaires abdominales sous-cardiaques restent sensiblement normales, comprimées cependant contre le vaisseau dorsal et le septum peri-cardiaque par les coecums postérieurs intestinaux. Les noyaux des cellules, granuleux, mesurent encore de 8 à 12 μ de diamètre en moyenne, dans le cas d'animaux au stade de prolongation de la puberté femelle par exemple.

2) - MEINERTIA parallela (Otto) :

Dans le cas de ce parasite, l'évolution post-larvaire est marquée par la succession de stades homologues à ceux que nous avons décrits chez l'espèce précédente, et auxquels correspondent les dimensions moyennes suivantes :

- 4 à 7 millimètres : Puberté mâle.
- 7 à 10 millimètres : Prolongation de la puberté mâle.

.../...

- 10 à 13 millimètres : Stade de transition.
- 13 à 17 millimètres : Puberté femelle.
- 17 à 29 millimètres : Prolongation de la puberté femelle.

Comme dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), ces différents stades nous ont servi de repères pour l'étude de l'évolution des amas glandulaires thoraciques et abdominaux.

a) - Stade de puberté mâle :

Comme nous l'avons remarqué, les parasites qui parcourent ce stade présentent une évolution physiologique que l'on peut rapprocher de celle correspondant aux individus au même stade de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).

Chez ces animaux, les masses glandulaires thoraciques sont bien développées et leurs tailles, variables suivant les individus, peuvent osciller entre : 180 et 350 μ pour la plus antérieure dont, en coupe, la largeur peut atteindre 150 μ ; Entre 100 et 300 μ pour la seconde qui peut atteindre 200 μ de large. Au cours de l'accroissement en taille des animaux, l'intervalle entre les deux formations aura généralement tendance à diminuer, pouvant en moyenne passer de 150 à 150 μ .

La première masse, en particulier chez les parasites les plus grands, est généralement bilobée autour d'un muscle longitudinal contre lequel elle se moule. Les noyaux en sont granuleux, bien développés, et possèdent en particulier un nucléole bien visible. Suivant les zones de la masse glandulaire, ils peuvent apparaître de tailles variables ; dans ces conditions, les noyaux les plus petits, mesurant de 5 à 8 μ , sont surtout abondants au niveau de la zone qui fait face au tractus génital mâle ; A ce niveau d'ailleurs, ils peuvent souvent constituer un territoire distinct. Au niveau des autres portions de l'amas glandulaire, les noyaux sont en général plus gros, mesurant de 8 à 12 μ de diamètre (Photographies N° 20 et 21).

Alors que le premier amas est généralement un peu écarté du canal défèrent, la seconde masse est accolée contre ce dernier dans la majorité des cas. Elle est bien développée également et de structure sensiblement identique à la première. On distingue parfois deux territoires, plus ou moins nets, au sein de ces formations ; la première, celle qui fait directement face au canal défèrent, présente des noyaux qui sont relativement petits et qui mesurent en moyenne de 5 à 8 μ pour la grande majorité ; Ils présentent de 1 à 2 nucléoles ; Au contraire, au niveau de la zone la plus dorsale, on remarque des noyaux de 10 à 12 μ en moyenne le plus souvent et dont, en particulier, les nucléoles peuvent être plus nombreux (de 1 à 4 par noyaux). Cette deuxième masse glandulaire est généralement bilobée ou plurilobée.

C'est un tissu lâche, principalement conjonctif et adipeux, qui relie les deux formations glandulaires situées d'un même côté.

b) - Stade de prolongation de la puberté mâle :

... Durant ce stade également, les principales caractéristiques physiologiques, que nous avons déjà précisées, sont sensiblement homologues à celles concernant l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards). La spermatogénèse, encore active, est cependant marquée par un début de ralentissement, qui va de pair avec un début d'abaissement du taux de croissance des appendix masculina d'une part et du développement de la partie ovarienne des gonades d'autre part ; on note particulièrement un commencement de l'activité vitellogénétique dans certains ovocytes.

Dans ce cas, en ce qui concerne les amas glandulaires thoraciques, les observations sont sensiblement identiques à celles concernant l'espèce précitée :

- Chez les plus petits parmi ces animaux, les amas glandulaires sont identiques à ceux des animaux du stade précédent.

- Chez les parasites de tailles supérieures, ces formations sont encore bien développées, mais on peut déjà remarquer un début encore faible de

dégénèrescence, intervenant au niveau de certaines zones. Ainsi, généralement, la masse glandulaire est encore normale au centre où les noyaux sont encore très granuleux. Par contre, à la périphérie, on aperçoit quelques noyaux qui deviennent souvent très écartés les uns des autres et colorables uniformément.

Les tailles respectives des deux formations sont par ailleurs variables suivant les individus et peuvent être comprises entre 250 et 350 μ environ, en ce qui concerne la longueur totale du premier amas, et entre 100 et 340 μ pour le second ; les deux sont séparés par une zone intermédiaire de longueur variable, mais qui s'étend en moyenne sur 50 à 150 μ .

c) - Stade de transition :

Les animaux qui parcourent le stade sexuel de transition sont marqués, dans le cas de l'espèce Meinertia parallela (Otto), par un ralentissement intense de l'activité spermatogénétique, une régression graduelle, mais complète, des appendix masculina et en particulier, une évolution nette du développement ovarien.

Chez ces animaux, les amas glandulaires thoraciques sont encore bien visibles, mais le processus de dégénèrescence s'est accentué et les observations sont sensiblement identiques à celles que nous avons rapportées concernant les individus correspondants de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).

En général, le premier amas mesurera de 250 à 350 μ et par conséquent, approximativement comme pour les animaux précités ; il en est d'ailleurs de même pour le deuxième amas, dont la longueur totale oscille en moyenne entre 100 et 350 μ environ. Chez de nombreux animaux, la zone intermédiaire entre les deux formations sera réduite, pouvant atteindre chez certains une vingtaine de microns.

d) - Stade de puberté femelle :

.../...

Les individus correspondants présentent la morphologie externe du type sexuel femelle ; les gonades sont des ovaires fonctionnels, mais les urnes testiculaires sont encore visibles (mais très réduites et sans aucune activité en particulier). Comme dans le cas des parasites correspondants appartenant à l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), il n'y a plus chez ces animaux de vésicule séminale distincte.

Chez les individus à ce stade, les masses glandulaires thoraciques sont encore visibles et occupent des positions qui sont identiques à celles que nous avons précisées dans le cas de l'espèce précitée ; ces formations sont nettement décollées des restes du tractus génital mâle et déportées contre la face interne tergale du péréion, au niveau des péréonites VI et VII.

Dans ces amas certains noyaux, surtout vers le centre, sont encore normaux en ce qui concerne la répartition de la chromatine ; par contre on remarque de nombreux noyaux, en particulier à la périphérie, qui sont très écartés les uns des autres, colorables uniformément et relativement plus petits (en moyenne de 5 à 8 μ). A ce niveau, le cytoplasme des cellules n'est généralement absolument pas visible ; souvent la masse postérieure présentera des cellules en dégénérescence plus nombreuses. D'autre part, on remarque que les amas ont relativement diminué d'importance ; le premier mesure en général de 100 à 200 μ et le second de 140 à 240 μ de longueur. Ils sont, dans la majorité des cas, relativement rapprochés et entre les deux formations on observe un tissu adipeux abondant.

e) - Stade de prolongation de la puberté femelle :

Il est marqué par les caractéristiques précédentes, auxquelles on peut ajouter qu'à ce stade, les utricules testiculaires ne sont généralement plus visibles.

Les caractéristiques des amas androgènes, qui sont encore très bien

.../...

repérables, sont homologues aux précédentes. Leur localisation et les caractéristiques structurales sont les mêmes. Tout au plus peut-on noter une légère accentuation du processus dégénératif ; On remarque que les noyaux périphériques dégénérés des amas glandulaires passent insensiblement au tissu adipeux environnant. Toutefois, ils sont en général encore discernables par leurs caractéristiques morphologiques particulières.

- 0 -

Durant cette évolution, les masses glandulaires abdominales, au contraire, conservent sensiblement leur structure d'origine. Les observations sont les mêmes que pour l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards).

* * *

×

3) - MEINERTIA oestroides (Risso) :

Cinq stades évolutifs post-larvaires ont également été distingués dans le cas de ce parasite, stades qui correspondent aux dimensions et aux caractéristiques physiologiques suivantes :

- 4 à 6 millimètres = Puberté mâle.
- 6 à 9 millimètres = Prolongation de la puberté mâle.
- 9 à 12 millimètres = Stade de transition.
- 12 à 16 millimètres = Puberté femelle.
- 16 à 26 millimètres = Prolongation de la puberté femelle.

Ces résultats nous ont permis de retenir, pour ce troisième Cymothoaidien buccal, le même plan d'étude que pour les deux parasites précités.

.../...

Avant d'envisager le cas du stade de puberté mâle, nous examinerons à titre d'exemple, chez cette espèce, le stade de prépuberté mâle.

Dès ce stade en effet, les amas glandulaires thoraciques sont bien développés et présentent la même localisation que chez les individus au stade de puberté mâle. Deux territoires cellulaires peuvent être bien distingués et mesurent respectivement chez ces individus, 90 μ de long en moyenne pour le plus antérieur, 75 à 80 μ environ pour la masse postérieure. Les noyaux sont normaux, assez clairs mais granuleux, et ils mesurent pour la plupart de 5 à 10 μ . Les deux masses sont distantes de 70 à 80 μ environ. A ce stade, on remarque également que les masses glandulaires abdominales sous-pericardiques sont bien développées de part et d'autre de l'intestin et sous le vaisseau dorsal. Elles se présentent, en coupes transversales, comme étant constituées de 10 à 15 cellules et ces amas se prolongent sur 90 à 100 μ .

a) - Stade de puberté mâle :

Le stade de puberté mâle chez cette espèce, comme les étapes homologues concernant Emetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto), est marqué par une activité spermatogénétique et sexuelle mâle intense, alors que la partie ovarienne des gonades est réduite.

Les masses glandulaires vont alors poursuivre leur évolution. Chez ces animaux, elles seront bien visibles et bien développées ; le premier amas se prolonge sur 150 μ en moyenne et la deuxième masse sur 160 μ environ. Les deux formations sont séparées par une zone intermédiaire avec quelques rares cellules seulement et mesurant généralement de 15 à 25 μ . Les noyaux des cellules glandulaires correspondantes sont très granuleux et chromatiques, serrés les uns contre les autres, l'ensemble formant un tissu très dense. Le premier amas, celui du péréionite VI, qui sur coupe atteint 100 μ de large environ, est situé très près du canal défèrent. La séparation entre le canal défèrent et la masse glandulaire s'étend généralement sur 10 à 15 μ , avec de nombreux tractus conjonctifs. La plupart des

.../...

noyaux mesurent de 8 à 12 μ . La deuxième masse est accolée ou réunie de la même façon au canal défèrent et à la vésicule séminale ; elle peut mesurer 180 μ de large environ et souvent elle est répartie en 2 ou 3 mamelons.

b) - Stade de prolongation de la puberté mâle :

Durant ce stade, comme dans le cas des individus appartenant aux deux espèces précédentes, on remarque un ralentissement plus ou moins net de la spermatogénèse, allant généralement de pair avec un début de la vitellogénèse dans la partie ovarienne des gonades. Rappelons que c'est en particulier chez les individus des espèces Meinertia parallela (Otto) et Meinertia oestroides (Risso) observés à ce stade, que nous avons remarqué dans les ovaires, des phénomènes abortifs de vitellogénèse aberrante.

Les amas glandulaires thoraciques sont encore bien développés et bien visibles. Comme dans la majorité des cas, la première masse est assez décollée du canal défèrent correspondant, alors que la seconde est située contre ce dernier et la vésicule séminale.

En ce qui concerne la structure histologique de ces formations, on remarque la présence de deux sortes de noyaux, comme dans les deux cas précités : - Certains, encore très nombreux, sont normaux, très chromatiques, granuleux, et denses.

- Quelques autres sont écartés les uns des autres, souvent à contours irréguliers, et se colorent uniformément.

Les premiers mesurent dans la majorité des cas, de 10 à 12 μ de diamètre. Les seconds, localisés plus particulièrement sur le pourtour externe des amas glandulaires correspondants, mesurent en général de 5 à 7 μ de diamètre. Notons que la chromatine n'y est en particulier plus discernable dans une masse uniformément colorable.

Le premier amas glandulaire mesure en moyenne de 180 à 250 μ suivant

.../...

les individus et la seconde formation de 160 à 200 μ de long généralement. Les deux masses sont relativement rapprochées puisque la zone intermédiaire pourra mesurer de 40 à 60 μ . Cependant, elle peut parfois atteindre une centaine de microns.

c) - Stade de transition :

Comme dans les deux cas précédemment examinés, ce stade est marqué par un ralentissement très net de la spermatogénèse, qui finira par ne plus se manifester, et par un développement net de la partie ovarienne des gonades, où la vitellogenèse est active. Notons également un début d'accumulation de tissu adipeux, plus particulièrement au niveau de la portion sternale du péréion.

Chez ces animaux, le processus dégénératif s'est légèrement accentué au niveau des formations glandulaires thoraciques, mais ces dernières sont toujours bien visibles.

Au sein de ces formations, et comme pour les parasites au stade précédent, de nombreux noyaux sont encore bien développés, à chromatine dense, granuleux et serrés les uns contre les autres. Ils mesurent alors en moyenne de 10 à 12 μ . Au contraire, à certains niveaux et plus particulièrement en bordure des amas correspondants, des noyaux, plus nombreux que précédemment, apparaissent écartés les uns des autres et sont plus petits que les premiers puisqu'ils mesurent en général de 5 à 8 μ . Ces noyaux sont alors colorables uniformément et les limites cellulaires et le cytoplasme ne sont généralement pas visibles. Remarquons également que des noyaux du premier type sont quelquefois réunis au sein de ces amas, pour constituer des sortes de lobules.

La taille des deux formations thoraciques s'est généralement accrue; le premier amas, qui peut être à ce stade en grande partie situé contre le canal déférent, pourra mesurer de 300 à 400 μ en moyenne, en ce qui concerne sa longueur totale. La deuxième masse, accolée en particulier contre la portion antérieure de la vésicule séminale, sera généralement de

.../...

taille sensiblement équivalente, les résultats obtenus étant, pour la grande majorité, compris entre 330 et 420 μ . En moyenne, les deux formations sont distantes de 100 à 130 μ .

d) - Stade de puberté femelle :

Les animaux correspondants présentent la morphologie typique de la phase sexuelle femelle et ce stade est marqué par une involution très poussée de la partie mâle des gonades ; à ce moment là, ces dernières sont des ovaires fonctionnels.

Chez ces individus, les amas glandulaires thoraciques sont encore réparables ; le plus antérieur est localisé au niveau du début du canal déférent, rejeté contre la face interne tergaledu sixième péréionite ; à ce niveau, on remarque la présence d'un vaisseau sanguin important et l'amas est situé entre les muscles longitudinaux et obliques. La dernière masse présente une disposition sensiblement identique, au niveau du péréionite VII.

Les deux formations ont également une structure sensiblement identique qui n'est pas sans rappeler celle caractérisant les amas glandulaires thoraciques des animaux précédents. Toutefois, on peut remarquer que certains noyaux, par ailleurs encore granuleux, sont cependant plus écartés les uns des autres ; à ce niveau l'on observe de nombreuses travées conjonctives entre ces noyaux.

Dans la plupart des cas, les amas glandulaires auront légèrement diminué d'importance. Le premier mesurera en moyenne de 300 à 320 μ de long et le second de 200 à 220 μ . Les deux masses sont par contre éloignées l'une de l'autre, leur distance avoisinant en moyenne 300 μ .

e) - Stade de prolongation de la puberté femelle :

A ce stade, les animaux sont caractérisés, avons-nous déjà vu, par une involution encore plus intense de l'appareil génital mâle ; les utri-

cules testiculaires finissent toujours par n'être plus visibles, alors que l'activité sexuelle femelle est sensiblement la même que pour les parasites précédents.

Les amas glandulaires thoraciques sont encore bien repérables mais sont localisés, comme chez les individus précités, contre la face interne tergale du péréion au niveau des segments thoraciques VI et VII. Les deux formations présentent sensiblement la même structure histologique ; En particulier au niveau d'une zone centrale réduite, les noyaux sont encore assez denses et granuleux . Par contre, en particulier en bordure des amas, ils sont plus ou moins déformés, très écartés et plus petits ; ces derniers sont surtout abondants au niveau des territoires qui font face aux tractus génitaux mâles. Il y a d'ailleurs également, au centre des amas, une lacune sanguine généralement bien visible et l'ensemble apparaît assez vacuolisé avec de nombreuses travées conjonctives.

Les deux amas mesurent en moyenne de 200 à 250 μ de longueur.

- 0 -

Il faut remarquer également, dans le cas de ce Cymothoadien, que les masses glandulaires abdominales sous-cardiaques restent sensiblement normales ; les noyaux sont toujours plus denses que dans les amas glandulaires thoraciques.

* *

*

4) - MOTHOCYA epimerica Costa :

Chez ce Cymothoadien qui appartient à la catégorie écologique des pa-

.../...

rasites "branchiaux", nous avons vu que par la suite d'un processus d'inversion sexuelle limité à une simple mue, quatre étapes post-larvaires distinctes pouvaient être seules distinguées, étapes qui ont été définies précédemment et auxquelles correspondent les dimensions et les états physiologiques suivants :

- | | | |
|----------------------|---|---------------------------------------|
| - 3 à 5 millimètres | } | - Puberté mâle. |
| - 5 à 9 millimètres | | - Prolongation de la puberté mâle. |
| - 4 à 6 millimètres | } | - Puberté femelle. |
| - 6 à 11 millimètres | | - Prolongation de la puberté femelle. |

C'est, comme dans les cas précédemment examinés, en nous référant à des modalités particulières de développement, que nous avons suivi l'évolution des amas glandulaires correspondants, au cours du développement postlarvaire.

a) - Stade de puberté mâle :

Ce stade est bien sûr marqué par une évolution active dans le sens mâle, qui se traduit plus particulièrement par une activité spermatogénétique intense au niveau des utricules testiculaires et un développement net des appendix masculina ; Par contre, on observe généralement un développement faible de la partie ovarienne des gonades.

Chez ces animaux, les amas glandulaires thoraciques sont bien visibles ; dans ces amas, un polymorphisme nucléaire est souvent discernable mais tous les noyaux, très chromatiques, paraissent normaux à chromatine bien visible. Certains montrent une chromatine principalement répartie en blocs périphériques, d'autres en granules épars (les plus nombreux et qui mesurent de 8 à 12 μ) ; enfin d'autres, plus gros, présentent une chromatine en poussière.

Chez ces individus, le premier amas peut mesurer de 90 à 120 μ de long et le deuxième de 60 à 100 μ , en moyenne . Les deux masses sont généralement

distantes de 80 à 130 μ environ . La première est légèrement décollée du canal déférent alors que la seconde est, dans la majorité des cas, intimement accolée contre ce dernier et la vésicule séminale. Ces formations, en coupes histologiques transversales, mesurent généralement 70 μ de largeur et de 40 à 50 μ de haut.

b) - Stade de prolongation de la puberté mâle :

Ces animaux, qui sont en particulier caractérisés par la persistance de la morphologie générale typique de la phase sexuelle mâle, présentent un état physiologique se traduisant par une persistance, accompagnée d'une diminution plus ou moins nette, de l'activité spermatogénétique, ainsi que par un développement ovarien net.

En même temps, on peut remarquer que le taux de croissance des appendices masculins diminue.

Chez ces parasites, et en relation avec l'état physiologique correspondant, l'état des masses glandulaires thoraciques peut présenter de légères différences . Cependant, en général, elles sont encore bien développées et bien visibles ; Au sein de ces formations, la majorité des noyaux sont inchangés et normaux et ils apparaissent toujours alors granuleux et denses. Toutefois, quelques uns peuvent déjà présenter une forme irrégulière, allongée ou hexagonaux, et certains paraître optiquement vides, à granulations chromatiques souvent plus visibles. Chez les parasites qui vont subir prochainement la mue de puberté femelle ou d'inversion sexuelle, certaines portions plus importantes peuvent présenter des signes de dégénérescence ; les cellules, dont les noyaux sont souvent polyédriques et colorables en masse, passent insensiblement au tissu adipeux environnant.

La première masse, par suite du début du développement de la partie ovarienne des gonades, est située contre la portion terminale de l'ovaire, plus près généralement de l'ovaire et du canal déférent que chez les animaux au stade précédent. La deuxième masse est toujours accolée contre la

.../...

vésicule séminale. La première de ces deux formations, la plus antérieure, pourra mesurer de 100 à 150 μ de long suivant les animaux ; elle peut même chez certains atteindre approximativement 200 μ . La masse glandulaire postérieure présentera une longueur totale généralement comprise entre 70 et 150 μ , certaines pouvant être plus importantes (jusqu'à près de 250 μ). Le plus souvent, les deux amas sont distants de 70 à 200 μ en moyenne.

c) - Stade de puberté femelle :

Les parasites correspondants présentent la morphologie générale typique de la phase sexuelle femelle ; conjointement, l'activité spermatogénétique cesse mais les utricules testiculaires, et la vésicule séminale bien développée, sont en particulier encore visibles ; par contre, l'activité ovarienne est intense ; les appendix masculina regressent.

Chez ces animaux, les amas glandulaires thoraciques sont encore présents, en particulier contre la partie ovarienne des gonades qui a pris un développement relativement énorme. Ils peuvent encore être bien développés, sensiblement identiques à ceux correspondants aux animaux au stade précédent, en ce qui concerne les individus au début du stade de puberté femelle. Toutefois, bientôt de nombreux noyaux des cellules glandulaires apparaissent déformés et ces formations commencent à être envahies par du tissu adipeux. Ainsi, à côté de noyaux qui sont encore granuleux et denses, on en remarque de nombreux qui sont écartés les uns des autres, colorables uniformément ; dans les cellules correspondantes, le cytoplasme n'est souvent absolument plus visible. De la même façon, par suite de l'existence de ce processus dégénératif surtout important à la périphérie des amas, et du développement important du tissu adipeux, les limites des masses glandulaires s'estompent.

En ce qui concerne la taille de ces formations, le premier amas mesurera en moyenne 150 μ de long et le deuxième de 150 à 180 μ . La distance entre les deux avoisine généralement 250 μ .

.../...

d) - Stade de prolongation de la puberté femelle :

Les animaux à ce stade présentent sensiblement les mêmes caractéristiques que les précédents mais dans ce cas, il faut ajouter que les utricules testiculaires ne sont plus en général discernables.

Les caractéristiques des formations glandulaires thoraciques sont sensiblement identiques à celles des amas des animaux précités et en particulier, on remarque également un envahissement par du tissu adipeux.

- 0 -

Durant le développement post-larvaire de Mothocya epimerica Costa, et comme dans le cas des trois espèces précitées, les amas glandulaires abdominaux sont toujours bien développés et, en particulier chez les individus au stade de prolongation de la puberté femelle, les noyaux granuleux en sont encore très denses, sensiblement comme chez les parasites en phase sexuelle mâle.

* *
*
*

5) - ANILOCRA physodes (L.) :

L'évolution des "glandes androgènes" ayant été très bien suivie au cours de l'inversion sexuelle chez "Anilocra physodes (L.)" par REMY et VEILLET (1961) et chez Anilocra frontalis Milne Edwards par JUCHAULT (1966), nous ne reviendrons pas sur cette question . Précisons toutefois que l'espèce Anilocra physodes (L.), qui présente une évolution post-larvaire sensiblement homologue à celle caractérisant l'espèce Mothocya epimerica Costa, présente également une évolution sensiblement identique à la précédente au niveau des amas glandulaires thoraciques ; cette évolution, aux détails de développement sexuel près (puisque par exemple chez Anilocra

.../...

fontalis Milne Edwards on distingue un stade de transition particulier, ce qui n'est pas le cas chez Anilocra physodes (L.) en Méditerranée), est conforme aux résultats également obtenus par REMY et VEILLET d'une part et JUCHAULT d'autre part.

6) - NEROCILA Orbignyi Schioedte et Meinert :

Chez ce Cymothoadien on distingue, au cours du développement post-larvaire, quatre stades distincts auxquels correspondent les dimensions et les états physiologiques suivants :

- 10 à 14 millimètres = Puberté mâle.
- 14 à 19 millimètres = Stade de transition.
- 19 à 24 millimètres = Puberté femelle.
- 24 à 30 millimètres = Prolongation de la puberté femelle.

Les résultats que nous avons obtenus, par l'étude de l'évolution concomitante des glandes génitales en particulier et des amas glandulaires thoraciques, a déjà fait l'objet d'une publication préliminaire . Aussi ne ferons nous que rappeler ici les grands traits de cette évolution, pour servir en particulier de termes de comparaison.

a) - Stade de puberté mâle :

Chez les animaux dont les tailles sont, en moyenne, comprises entre 10 et 14 millimètres et qui parcourent le stade de puberté mâle, l'activité spermatogénétique est intense, les appendix masculina bien développés, par contre la partie ovarienne des gonades est réduite.

Conjointement, on observe que les deux masses glandulaires thoraciques sont très bien développées ; les noyaux ovalaires ou arrondis, très denses, sont riches en chromatine et mesurent de 7 à 10 μ . Le cytoplasme des cellules, peu abondant, est cependant visible dans la plupart des cas.

b) - Stade de transition :

Chez les parasites dont les tailles sont comprises entre

.../...

14 et 19 millimètres et que nous avons définis comme correspondants à un stade de transition, l'activité spermatogénétique se ralentit et en général, elle sera pratiquement absente chez les parasites dont les tailles avoisinent 17 millimètres ; Cependant, les appendix masculina continuent à évoluer; par contre, l'ovaire commence à évoluer nettement et la vitellogénèse, encore relativement faible, débute également.

Durant ce stade, les amas glandulaires thoraciques sont encore très bien développés ; cependant, au niveau de certaines régions, on peut remarquer de rares cellules qui deviennent lâches et écartées les unes des autres. Toutefois, dans la majorité des cas, les noyaux sont encore bien visibles, riches en chromatine.

c) - Stade de puberté femelle :

... Durant le stade de puberté femelle, soit pour des longueurs totales comprises entre 19 et 24 millimètres, la spermatogénèse est complètement inexistante mais les utricules testiculaires, très fripés, sont encore visibles ; les glandes génitales sont des ovaires fonctionnels et les animaux présentent la morphologie typique de la phase sexuelle femelle.

Chez ces individus, les amas glandulaires thoraciques sont encore bien visibles et bien développés ; l'amas postérieur est en particulier déporté vers la face interne tergale du péréion. On peut cependant remarquer que certaines limites cellulaires ne sont plus très nettes et certains noyaux moins granuleux, clairs ou se colorent uniformément . Au niveau de certaines régions, l'ensemble forme un tissu lâche.

d) - Stade de prolongation de la puberté femelle :

... Chez les animaux dont les tailles sont comprises entre 24 et 30 millimètres et qui parcourent le stade de prolongation de la puberté femelle, les caractéristiques physiologiques sont sensiblement identiques aux précédentes ; Cependant, on peut noter que c'est à ce stade que les utricules

.../...

testiculaires finissent toujours par disparaître.

Chez ces animaux, les amas glandulaires thoraciques dégèrent progressivement mais partiellement ; ils sont plus ou moins envahis par du tissu adipeux.

- 0 -

Au contraire, durant l'évolution post-larvaire de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, les observations que l'on peut effectuer concernant les formations glandulaires abdominales sous-péricardiques sont homologues à celles concernant les formations correspondantes des autres espèces examinées.

C) - CONCLUSIONS :

Les résultats que nous avons obtenus par l'étude de l'évolution des amas glandulaires thoraciques, qui manifestent un rôle sécréteur d'hormone mâle, chez six espèces distinctes de Cymothoidae, nous ont permis de mettre en évidence, dans tous les cas, conjointement à l'existence d'un hermaphroditisme protérandrique, une dégénérescence nette et plus ou moins précoce de ces formations, accompagnant le changement de sexe. Dans ce cas, il y a d'ailleurs concordance avec les modalités de l'évolution sexuelle des individus correspondants . Ainsi, nous avons observé que ce sont les Cymothoadiens "buccaux" qui présentent l'involution nette la plus précoce ; cette dernière, débutant durant le stade de prolongation de la puberté mâle, s'intensifie nettement au cours du stade de transition. Toutefois, les différences entre les diverses espèces sont moins nettes dans ce cas que dans celui d'une étude du taux de sécrétion hormonale et de l'action androgène elle - même.

Quoiqu'il en soit, l'involution des amas thoraciques glandulaires est toujours marquée par les mêmes phénomènes : En ce qui concerne la structure

.../...

d'ensemble des amas, nous avons observé que les limites s'estompent progressivement et ces formations finissent par passer insensiblement au tissu adipeux environnant ; entre les deux, une séparation nette est souvent difficilement définissable. Notons qu'en cours d'involution, des phénomènes de "vacuolisation" apparaissent au sein des masses glandulaires, des lacunes sanguines également ; les zones laissées libres par la dégénérescence cellulaire peuvent être également envahies par des travées conjonctives et du tissu adipeux. Les noyaux des cellules en dégénérescence apparaissent écartés les uns des autres et le cytoplasme est en général absolument invisible ; Par rapport aux noyaux d'amas bien développés, les noyaux des cellules en dégénérescence sont toujours plus petits et dans la majorité des cas, ils se colorent uniformément. Cette constatation est à rapprocher de certaines observations faites à propos de la structure d'amas glandulaires d'animaux au stade de puberté mâle ; on peut en effet, dans certains cas, au sein de ces derniers, remarquer un polymorphisme de taille des noyaux ; dans ces conditions, on peut se demander si, au cours de l'involution des amas glandulaires, ce ne sont pas les noyaux les plus petits qui sont affectés par les processus dégénératifs. Les observations effectuées jusqu'à ce jour témoignent en faveur de cette hypothèse.

VI) - PERSISTANCE DES "GLANDES ANDROGENES" DURANT LA PHASE SEXUELLE
FEMELLE CHEZ LES CYMOTHOIDAE :

Rappelons que chez les Decapodes, les modalités de l'inversion sexuelle ont été décrites en particulier chez Lysmata seticaudata (CHARNIAUX-COTTON, 1958, 1959, 1960 et 1961 - VEILLET, 1958) et chez Pandalus borealis (CARLISLE, 1959). La dégénérescence des glandes androgènes intervient durant la phase sexuelle mâle et va se produire au niveau de toutes les cellules de la glande ; Après une ou quelques mues, les caractères externes mâles disparaissent, les caractères femelles apparaissent, tandis que la vitellogénèse débute. L'inversion du sexe s'explique par la disparition des glandes androgènes.

.../...

En ce qui concerne les Isopodes Cymothoïdae que nous avons étudiés, nous avons vu que les amas glandulaires thoraciques à fonction sécrétoire androgène dégénèrent, conjointement à l'inversion sexuelle et au développement post-larvaire, plus ou moins nettement et précocement suivant les espèces.

Ceci nous a naturellement conduit à rechercher si, comme chez Lysmata seticaudata en particulier, ces amas finissent cependant toujours par disparaître chez les animaux en phase sexuelle femelle. Jusqu'à ce jour, les résultats obtenus sont en effet assez contradictoires.

Ainsi REMY et VEILLET (1961), au sujet de l'involution des "Glandes androgènes" des Anilocres, remarquent "nous avons ici un cas un peu spécial de l'étude de la regression de la glande androgène, du fait de sa persistance chez les femelles". Par contre, JUCHAULT (1966) estime : "que la persistance de la glande androgène observée par ces deux auteurs, semble due à l'âge relativement jeune des femelles étudiées" ; REMY et VEILLET précisent d'ailleurs qu'ils n'ont pu examiner de très grosses femelles.

Pour essayer d'apporter une réponse à ce problème particulier, nous avons examiné, pour les six espèces retenues, les plus gros individus en phase sexuelle femelle que nous avons pu récolter et qui toujours, correspondent à la fin du stade de prolongation de la puberté femelle (Par exemple : de 19 à 20 millimètres de long environ, pour l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards) - de 30 à 31 millimètres de long, pour des Meinertia oestroides (Risso) provenant d'Arcachon, où les individus paraissent pouvoir atteindre des tailles plus importantes qu'en Méditerranée).

Chez tous les animaux examinés, nous avons toujours retrouvé les restes, plus ou moins dégénérés, des amas glandulaires thoraciques.

Il faut toutefois préciser qu'en comparaison de ce que l'on observe chez les individus en phase mâle, ces formations occupent

toujours des positions nettement différentes, par rapport aux tractus génitaux. Toujours situées sur les bords dorsaux latéraux du péréion au niveau des segments correspondants, et contre les muscles obliques et longitudinaux, elles sont en effet décollées et généralement très écartées des canaux déférents et des vésicules séminales ; Ceci est occasionné par l'élargissement considérable du corps, par le développement énorme de la partie ovarienne des gonades et la réduction des canaux déférents. Notons également qu'il y a généralement un vaisseau sanguin bien développé au voisinage de ces amas.

Comme nous l'avons déjà indiqué, nous avons par ailleurs constaté que ces formations n'étaient pas affectées en totalité par les phénomènes de dégénérescence, comme c'est en particulier le cas chez Lysmata seticaudata. Souvent en effet, nous avons observé deux types principaux en ce qui concerne les noyaux des cellules de ces amas :

- Certains, très écartés les uns des autres, sont visiblement dégénérés, très chromophiles et colorables en masse, uniformément ; dans certains cas, ils peuvent apparaître au contraire optiquement vides ; à leur intérieur, aucune structure n'est généralement visible.

- D'autres noyaux sont "normaux" et situés souvent au niveau d'une zone centrale, ou entre une zone périphérique à noyaux "anormaux" du premier type et un territoire central vacuolisé renfermant également des noyaux dégénérés. Les noyaux normaux sont ovalaires ou arrondis, riches en chromatine normalement répartie et normalement colorable, comme chez les individus en phase mâle ; En outre, ils sont, comme nous l'avons vu, généralement plus gros que les noyaux anormaux qui sont les plus petits.

VII) - DEGENERESCENCE DES AMAS GLANDULAIRES THORACIQUES ET REGRESSION DE
L'ACTION ANDROGENE : SON DETERMINISME.

Il a été démontré que le changement de sexe, chez ces Isopodes, était accompagné d'une involution, plus ou moins précoce, des amas glandulaires thoraciques, et c'est le tarissement progressif de l'hor-

.../...

mon androgène qui conditionne, en même temps que le taux spécifique de la sécrétion hormonale, les diverses modalités de l'hermaphroditisme protérandrique.

La cause de l'involution des "glandes androgènes", et de la disparition plus ou moins complète de l'activité hormonale correspondante, n'était pas connue en 1963, quand nous avons publié les premiers résultats obtenus chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert (TRILLES, 1963).

En 1953, chez la crevette hermaphrodite protérandrique, Lysmata seticaudata, CARLISLE a constaté que l'ablation des pédoncules oculaires augmentait le taux d'inversion du sexe et que l'effet inverse était obtenu par l'injection d'extraits de ces organes. A la suite de ces résultats et de ceux obtenus, en particulier chez les Decapodes Brachyours Carcinus moenas et Pachygrapsus marmoratus, par CORNUBERT, DEMEUSY et VEILLET (1952) (1953), CHARNIAUX-COTTON (1958) a émis l'hypothèse que les pédoncules oculaires avaient peut-être une action sur les glandes androgènes. Dans le cas de Lysmata seticaudata, puisque le passage de la phase mâle à la phase femelle s'explique par la disparition des glandes androgènes, les résultats de CARLISLE (homologues d'ailleurs de ceux obtenus, en 1956, par AOTO et NISHIDA chez Pandalus kessleri) indiquent donc (CHARNIAUX-COTTON, 1958) que les organes X maintiennent la présence des glandes androgènes.

Ceci nous a tout naturellement conduit à examiner s'il n'en serait pas de même dans le cas des Cymothoadiens.

- Expérimentation : Hétérogreffes de complexe céphalique neurosécrétoire, d'individus en phase sexuelle mâle à des individus en phase sexuelle femelle.

(TRILLES, 1963).

Des hétérogreffes du complexe céphalique neurosécrétoire, d'individus en phase sexuelle mâle à des individus en phase sexuelle femelle, malgré une importante mortalité des animaux opérés (le taux de survie étant de

10 % seulement), nous ont permis de confirmer l'hypothèse de CHARNIAUX-COTTON et de démontrer, pour la première fois, l'existence d'une action positive du complexe céphalique neurosécrétoire sur la persistance de l'action hormonale androgène chez les Crustacés hermaphrodites protandres. Chez les Cymothoadiens, cette action s'accompagne d'une influence sur le développement des gonades, positive en ce qui concerne la partie mâle et négative, semble-t-il, en ce qui concerne les ovaires.

- Ainsi, les individus témoins présentent, dans tous les cas, des utricules testiculaires dégénérés, fripés, sans aucune activité spermatogénétique ; Dans la lumière étroite on n'observe, en général, que quelques noyaux gigantesques très chromophiles ; La vitellogénèse est active et l'ovaire est très développé, mesurant de 400 à 700 μ . La vésicule séminale, de chaque côté, est remplie de spermatozoïdes, ainsi que le canal défèrent ; Par contre, on ne trouve aucun spermatozoïde, ni dans la portion de spermiducte qui longe la partie ovarienne (soit dans le défèrent paraovarique), ni dans la partie postérieure, qui aboutit aux appendices copulateurs. Chez ces individus, d'autre part, les amas glandulaires thoraciques sont partiellement dégénérés.

- Au contraire, chez les animaux qui ont subi une hétérogrefe céphalique, après 25 à 30 jours d'élevage l'aspect est le suivant : Les utricules testiculaires sont gonflés par des cellules germinales mâles très abondantes, serrées les unes contre les autres ; nous avons observé, en particulier, de nombreux spermatocytes et des spermatides assez nombreuses. Ces urnes testiculaires possèdent alors une lumière importante, grossièrement arrondie, mesurant généralement de 130 à 200 μ environ de diamètre. Le défèrent paraovarique, qui longe l'ovaire, présente un cordon continu de spermatozoïdes qui rejoignent pratiquement le stock résiduel emmagasiné dans la vésicule séminale. Par contre, les ovocytes sont bien développés, mais leur évolution semble avoir été ralentie.

Dans ce cas, le tissu glandulaire thoracique est pratiquement semblable à celui qu'on peut observer chez les individus au stade de puberté mâle ou chez les individus au stade de transition.

- Discussion et conclusions :

Par conséquent, les résultats ainsi obtenus complétaient ceux qui avaient été obtenus par CARLISLE (1954) chez la crevette hermaphrodite protérandrique, Lysmata seticaudata et par AOTO et NISHIDA chez Pandalus kessleri ; ils démontraient l'existence d'une action neuro-hormonale dont la présence a pour effet d'induire la persistance de l'action hormonale androgène et dont le tarissement progressif, et certainement variable suivant les espèces, entraîne la disparition également progressive de l'action androgène.

JUCHAULT et LEGRAND (1965) et JUCHAULT (1966) ont poursuivi des recherches analogues chez les Anilocres de Roscoff. Les résultats obtenus par ces auteurs sont d'ailleurs sensiblement homologues aux nôtres. Ils apportent toutefois des précisions intéressantes sur certains points. Ainsi :

- Si le "pédoncule optique" des individus en phase mâle sécrète une substance qui prolonge la phase mâle, le "pédoncule optique" des individus en phase femelle présente une sécrétion analogue, mais moins active.
- L'organe de Bellonci des individus en phase mâle offre la même action que le "pédoncule optique", contrairement à la région médiane du protocérébron.
- La chaîne nerveuse ventrale, thoracique et abdominale, présente une action analogue à celle du pédoncule optique et de l'organe de Bellonci, mais cependant plus faible.

Signalons pour terminer que ces observations se rapprochent en particulier des résultats décrits par NAISSE (1963, 1964, 1966), en ce qui concerne le contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez l'Insecte Lampyris noctiluca (Coléoptère, Malacoderme, Lampyridae). L'auteur admet que différentes hormones élaborées par des glandes endocrines spécialisées (La pars intercerebralis, les corps cardiaques et allates, les glandes prothoraciques) doivent intervenir dans les processus de différenciation sexuelle ; Chez les individus génétiquement mâles, ces hormones

induiraient la formation du tissu apical, responsable de l'apparition de tous les caractères sexuels primaires et secondaires mâles. Mais alors que chez les Insectes il y aurait induction de l'organogenèse du tissu endocrine, chez les Cymothoïdae, nous n'avons remarqué qu'un maintien de l'action androgène ; les résultats jusqu'à présent obtenus ne montrent pas, dans ce dernier cas, une action évidente des formations endocrines cérébrales sur l'organogenèse des amas androgènes.

VIII) - ESSAI D'INTERPRETATION DU PHENOMENE DE PERSISTANCE DES AMAS
GLANDULAIRES A FONCTION ANDROGENE, CHEZ LES CYMOTHOADIENS EN
PHASE SEXUELLE FEMELLE :

Nous avons vu qu'il a été démontré que l'inversion du sexe chez Lysmata seticaudata et Pandalus borealis s'explique par la disparition des glandes androgènes, affectées en totalité par les phénomènes de dégénérescence. En ce qui concerne les Isopodes Cymothoïdae, nous avons précisé que les amas glandulaires thoraciques, qui manifestent en particulier une action androgène, et dont l'évolution est liée à la sexualité des animaux, dégénèrent plus ou moins rapidement suivant les espèces, au cours de l'inversion sexuelle, mais ne disparaissent jamais complètement. Les processus d'involution des amas glandulaires thoraciques sont variables suivant les espèces, mais leur persistance, incomplète cependant, est indiscutable.

Nous avons par conséquent essayé de rechercher, après comparaison avec les résultats obtenus chez les crevettes à hermaphroditisme protérandrique, les raisons de cette involution incomplète, en considérant que la persistance partielle de ces formations n'implique nullement un maintien constant de la sécrétion, comme le démontre l'étude de l'évolution sexuelle des animaux.

A) - PREMIERE HYPOTHESE DE TRAVAIL :

Si ces amas glandulaires thoraciques qui, chez les individus en phase mâle, possèdent un rôle sécréteur d'hormone mâle indéniable,

dégénèrent incomplètement et persistent en partie chez les individus en phase sexuelle femelle, c'est peut-être qu'ils assument une autre fonction complémentaire. Chez les individus en phase sexuelle femelle, ces organes, perdant progressivement et variablement suivant les espèces leur fonction androgène, verraient se maintenir toutefois leur seconde potentialité. Cette dernière pourrait correspondre à un territoire distinct du territoire androgène.

C'est pour essayer d'apporter des éléments supplémentaires, nous permettant de discuter valablement cette première hypothèse de travail, que nos recherches ont été étendues dans ce sens à d'autres Flabellifères (en particulier les Sphaeromatidae).

B) - RECHERCHES CHEZ LES ISOPODES : FLABELLIFERES SPHAEROMATIDAE :

Pour quelles raisons envisager cette étude complémentaire ? Pour examiner également des Isopodes aquatiques, marins et gonochoriques. En effet, certains amas glandulaires, présentant en particulier une fonction androgène, sont présents chez les individus en phase sexuelle mâle d'animaux hermaphrodites ; d'autre part, ils paraissent assumer également un autre rôle, qui serait seul conservé, au bout d'un temps variable, durant la phase sexuelle femelle ; dans ces conditions, il est probable que le même phénomène, s'il se présente chez des espèces gonochoriques, doit se traduire par l'existence, dans les deux sexes, d'organes qui aux points de vue de la morphologie et de la localisation sont sensiblement homologues.

Il importait donc, en particulier, de déterminer si chez les Isopodes gonochoriques, il peut exister dans certains cas chez les individus femelles, des organes homologues aux glandes androgènes des mâles, tant par leur morphologie que par leur situation.

Nous avons effectué cette étude sur un représentant du sous-ordre des Flabellifères, Sphaeroma serratum Fabricius.

.../...

L'espèce précitée a été l'objet de recherches histologiques et cytologiques, et de recherches anatomiques (TRILLES, 1964) :

- Sphaeroma serratum Fabricius :
(Photographies n ° 36, 37, 38 et 39).

Les glandes androgènes de cette espèce ont été d'abord étudiées par LEGRAND et JUCHAULT (1960). Ces auteurs ont décrit :

- Dans le V° segment thoracique des mâles, un filament cellulaire s'insérant sur la vésicule séminale du côté externe.

- Au niveau du VI° péréionite, un amas glandulaire également accolé à la vésicule séminale.

En 1964, dans une publication préliminaire (TRILLES, 1964), nous avons signalé la présence, au niveau du VII° péréionite de Sphaeroma serratum Fabricius, et accolé au canal déférent du côté externe, d'un amas cellulaire supplémentaire, de forme lenticulaire, absolument semblable à une glande androgène et également à la formation du péréionite VI.

Sphaeroma serratum Fabricius paraissait donc présenter trois amas androgènes par gonade : un, allongé, situé au niveau du segment thoracique V et deux, lenticulaires, situés respectivement au niveau des péréionites VI et VII.

La vérification expérimentale du rôle sécréteur d'hormone mâle joué par ces formations, que l'étude anatomique et histologique autorisait à considérer comme des formations androgènes, a été effectuée par JUCHAULT (1966).

Les résultats, obtenus par la méthode des hétérogreffes, ont montré que les amas cellulaires des péréionites V et VII de Sphaeroma serratum sont sécrèteurs d'hormone mâle et que par contre, l'amas du segment thoracique VI ne possède pas cette fonction.

.../...

Ces premiers résultats démontraient déjà, dans le cas des individus mâles de l'espèce Sphaeroma serratum Fabricius, l'existence de deux amas cellulaires apparemment identiques, situés respectivement dans les péréionites VI et VII, mais dont un seul (celui du segment VII) présente une fonction androgène . C'est cette formation que JUHAULT (1966), révisant sa première dénomination, désigne sous les termes : "Glande du Canal déférent". Quant à la glande androgène du segment thoracique V, elle représenterait, d'après LEGRAND et JUHAULT (1960) et JUHAULT (1966), l'équivalent de l'oviducte des femelles.

A la suite de ces observations, nous avons examiné, à l'aide de coupes sériées, plusieurs individus femelles de tailles diverses. Chez ces derniers, nous avons toujours retrouvé des formations identiques (tant au point de vue morphologique que topographique) aux "glandes androgènes" des péréionites VI et VII des mâles ; dans le cas des femelles, ces formations sont cependant souvent un peu plus petites.

Notons en outre que chez cette espèce on retrouve, à la fois chez les mâles et chez les femelles, un amas abdominal pair, assez semblable aux formations thoraciques précitées, et qui peut être rapproché des formations homologues que l'on observe chez les Cymothoadiens.

C) - INTERPRETATION POSSIBLE :

Les divers résultats obtenus, chez les Isopodes Cymothoidae et les Isopodes gonochoriques examinés, pourraient témoigner en faveur de l'hypothèse précédemment formulée. Ils pourraient laisser supposer l'existence, au niveau de certains amas glandulaires thoraciques présents chez les mâles ou les individus en phase mâle de certains Isopodes marins, libres ou parasites, et à côté d'un rôle sécrèteur d'hormone mâle, d'une deuxième fonction.

1) - Isopodes Cymothoidae :

Dans le cas des animaux qui présentent une évolution postlarvaire

.../...

conditionnée par l'intervention d'un hermaphroditisme protérandrique, durant la phase sexuelle mâle, les deux fonctions seraient présentes au niveau de ces formations ; Au cours de la phase sexuelle femelle et à la suite de l'inversion du sexe, alors que l'on assiste à un tarissement plus ou moins progressif du rôle androgène, la deuxième fonction serait conservée. Par contre, au niveau des amas glandulaires abdominaux, c'est toujours et seulement cette dernière qui se manifeste, puisque nos expériences d'implantations et l'étude histologique ne nous permettent pas de leur attribuer un quelconque rôle sécrèteur d'hormone mâle.

Par conséquent, chez les Cymothoidae, on peut supposer l'existence du schéma suivant :

=====

PHASE MALE

Amas glandulaires thoraciques

VI et VII.

Rôle androgène + Rôle X.

Amas glandulaires abdominaux

Rôle X uniquement.

=====



=====

INVERSION SEXUELLE

Amas glandulaires thoraciques VI et VII.

Rôle androgène perd de son importance

+ rapidement suivant les espèces +

Rôle X subsiste.

Amas glandulaires abdominaux.

Rôle X persiste.

=====



=====

PHASE FEMELLE

Amas glandulaires thoraciques VI et VII. .

Tarissement + progressif du rôle androgène + rôle X subsiste encore.

Amas glandulaires abdominaux

Rôle X persiste.

=====

.../...

- P H O T O G R A P H I E S 36 à 39 -
=====

Photographie 36 : - Sphaeroma serratum Fabricius.

Amas androgène du péréionite V - 10 x 10.

Photographie 37 : - Sphaeroma serratum Fabricius.

Amas androgène du péréionite VII - 10 x 25.

Photographie 38 : - Amas androgène du péréionite VII de Sphaeroma serratum Fabricius, en coupe longitudinale.

10 x 25.

Photographie 39 : - Sphaeroma serratum Fabricius.

Amas androgène du péréionite VII - 10 x 25.

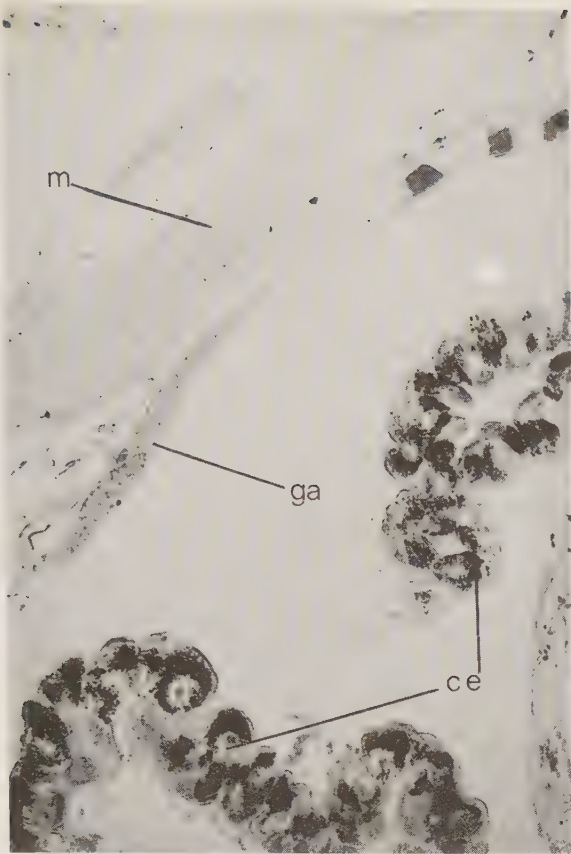
g a = Glandes androgènes.

m = Masses musculaires.

c e = Coecums entériques.

c d = Canal déférent.

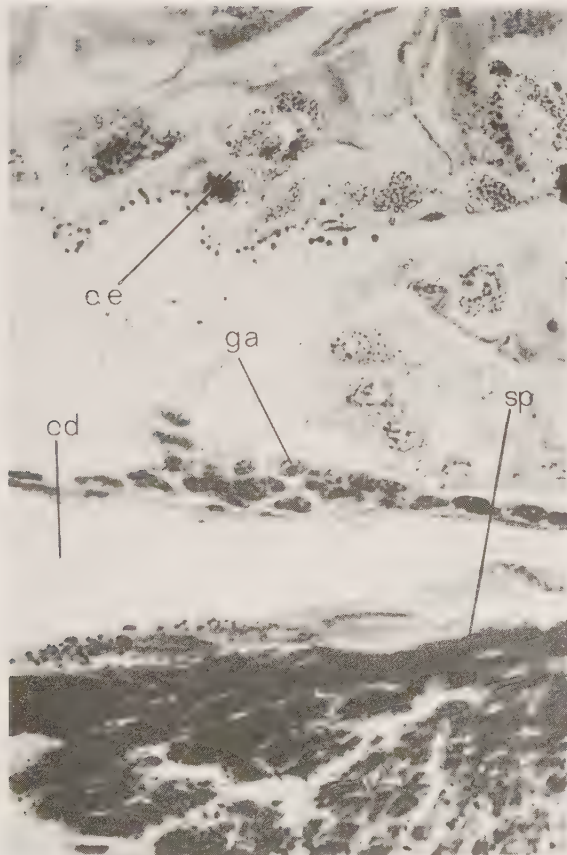
s p = spermatozoïdes.



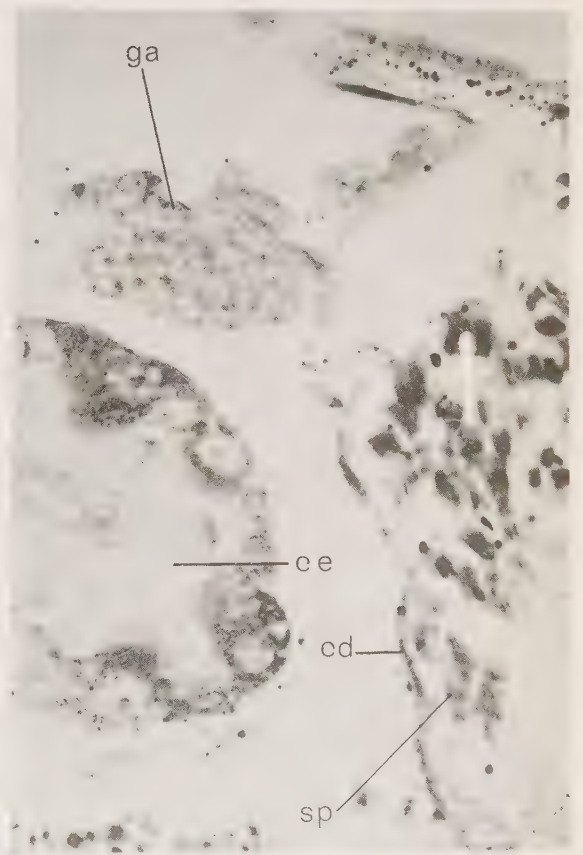
36



37



38



39

Ce schéma général, que les résultats obtenus jusqu'à présent ne nous permettent pas de réfuter à priori, rendrait compte de la régression partielle des amas glandulaires thoraciques, au cours de l'inversion sexuelle, mais également de leur persistance sous une forme plus ou moins dégénérée, chez les individus en phase sexuelle femelle.

2) - Isopodes Gonochoriques Flabellifères :

C'est un schéma assez analogue au précédent qui pourrait être également présent chez les Isopodes Gonochoriques et dont les résultats obtenus chez les Sphaeromes pourraient rendre compte.

Chez les Flabellifères et pour certains amas glandulaires des mâles (puisque le filament glandulaire du V^e péréionite des mâles de Sphaeroma serratum Fabricius, n'a pas d'équivalent chez les femelles, sinon en tant qu'oviducte - LEGRAND et JUCHAULT, 1960), on peut également supposer le schéma suivant :

Exemple : Sphaeroma serratum Fabricius/

=====	=====
INDIVIDUS MALES	INDIVIDUS FEMELLES
Amas glandulaires thoraciques VII ↓ Rôle androgène + Rôle X.	Amas glandulaires thoraciques VII. Amas glandulaires abdominaux & thoraciques VI.
Amas glandulaires abdominaux Amas glandulaire thoracique VI ↓ Rôle X uniquement.	↓ Rôle X uniquement.
=====	=====

- 0 -

Les deux schémas sont absolument superposables ; cette hypothèse rend compte, en même temps que de la persistance d'une partie des amas glandulaires des Cymothoidae lors du passage à la phase sexuelle femelle, de l'existence chez les femelles de certains Isopodes gonochoriques, d'amas glandulaires homologues (aux points de vue de la morphologie et de la

.../...

localisation) aux amas glandulaires androgènes des mâles.

3) - Si elle existe, quelle peut être cette deuxième fonction présente à la fois chez les mâles et les femelles des Isopodes Gonochoriques, et, durant la phase Mâle et la phase femelle des Cymothoadiens ? :

Dans une première publication préliminaire (TRILLES, 1964), nous avons indiqué qu'il est possible, dans ces conditions et en se rapportant aux recherches effectuées par BRUNTZ (1907) sur les "Organes Lymphoïdes, Phagocytaires et Excréteurs" des Crustacés supérieurs et plus particulièrement des Isopodes (Oniscus murarius Brandt, Asellus vulgaris Latreille, Ligia oceanica Fabricius et Anceus halidaii Sp. Bate et Westwood), que certains amas glandulaires à rôle sécrèteur androgène manifeste et testé, assument en même temps une fonction globuligène.

Ainsi en 1907, Bruntz a décrit des organes globuligènes chez les Isopodes, au niveau du premier segment du pléon et dans les péréionites VI et VII. Or il se trouve que ces derniers correspondent, en particulier, aux amas androgènes décrits par les quelques auteurs précédents et nous-même. Les amas glandulaires abdominaux, particulièrement bien visibles chez les Cymothoadiens, ne présentent, à priori, qu'une fonction globuligène.

4) - Quelles pourraient être les modalités intimes de ce phénomène particulier ? :

L'aspect que peuvent présenter ces formations dans certains cas que nous avons précisés, ainsi que leur dégénérescence partielle et ses modalités, tendraient à laisser supposer qu'au sein de ces amas cellulaires et glandulaires, les deux rôles distincts sont répartis au niveau de deux territoires cellulaires différents, celui qui correspond à la fonction androgène dégénérant seul. Dans ces conditions, les amas qui manifestent un rôle androgène résulteraient de la réunion de la glande androgène sensu stricto et d'un autre ensemble glandulaire, ayant une autre fonction mais commune aux deux sexes. Chez les gonochoriques, c'est un schéma sensiblement analogue qui pourrait être représenté.

.../...

Nous avons poursuivi des recherches dans ce sens, et les résultats jusqu'à présent obtenus, tendraient, semble-t-il, à confirmer cette hypothèse. Ainsi :

a) - Remarques histologiques :

D'une part, nous avons pu, dans certains cas assez rares chez les Cymothoidae, entrevoir un polymorphisme net en deux territoires, polymorphisme bien mis en évidence, en particulier, par les photographies n° 20 et 21, correspondant à l'espèce Meinertia parallela (Otto); Le premier de ces territoires est situé contre le tractus génital mâle et le second est plus éloigné, en direction externe ; La taille des noyaux, et leur aspect général, permettent de différencier ces zones et c'est le territoire le plus interne qui possède toujours la majorité des noyaux les plus petits. Des observations analogues peuvent être effectuées, dans certains cas, chez d'autres Cymothoadiens et par exemple chez Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert (Voir photographie n° 29).

b) - Développement des amas glandulaires thoraciques et abdominaux :
(Photographies n° 40, 41, 42 et 43).

Nous avons également suivi le développement, à partir des premiers stades, des amas glandulaires "androgènes " thoraciques et "globuligènes" abdominaux, chez les Cymothoidae et l'Isopode libre Sphaeroma serratum Fabricius.

Chez les Cymothoadiens avant la naissance, et chez les individus sexuellement indifférenciés de l'espèce libre Sphaeroma serratum Fabricius, alors que les tractus génitaux ne sont pas encore achevés, on remarque l'existence de trois petits groupements symétriques de cellules à noyaux très chromophiles, l'un se situant au niveau du pléon et les deux autres au niveau des péréionites VI et VII.

Au début du développement les amas thoraciques, et bien évidemment les formations du pléon, ne présentent aucune contiguité nette avec les tractus de la gonade. Chez tous les individus dans le cas des Cymothoïdae,

et chez les jeunes qui évoluent vers le sexe mâle dans le cas du Flabellifère Sphaeroma serratum Fabricius, on remarque par la suite que le tractus génital mâle, continuant son évolution, vient s'accoler (au niveau d'un élargissement correspondant, en coupes transversales, à une rangée de 3 à 4 cellules transversales) à ces amas cellulaires thoraciques, en particulier celui du péréionite VII (Voir photographie n° 42 correspondant à cette évolution chez les Sphaeromes) ; l'amas du segment VI est relié à la gonade par le tractus VI ou l'oviducte dans le cas de Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. L'amas cellulaire du pléon va évoluer de son côté, et sans établir de contact avec la gonade, pour donner la formation glandulaire abdominale ; Au niveau du péréion au contraire, l'évolution ultérieure entraînera l'apparition des amas glandulaires à fonction androgène.

Si, comme l'admet JUCHAULT (1966) chez Anilocra frontalis (Milne Edwards), au cours de l'état larvaire, l'ébauche du tissu androgène est représenté par une petite hernie du canal déférent vers le milieu de son parcours (hernie qui correspond certainement à l'élargissement du tractus que nous avons observé en coupes histologiques transversales), l'étude du développement rend compte par conséquent de l'association, au sein des amas thoraciques glandulaires, de deux formations distinctes ayant également des origines diverses : L'une, celle qui se forme indépendamment du tractus génital mâle, serait à l'origine du territoire "globuligène" ; l'autre, dépendant du canal déférent et de la gonade, serait à l'origine du territoire androgène. Toutefois, une fois l'accolement réalisé entre le tractus génital et l'amas cellulaire primordial du péréionite VII en particulier, il nous a été impossible, jusqu'à présent, de suivre l'évolution ultérieure de ces formations.

Quoiqu'il en soit, étant donné que les formations abdominales n'évoluent pas en formations à rôle sécrèteur androgène, la nécessité de la présence des tractus génitaux paraît être ainsi reconnue comme nécessaire au développement des formations à caractère androgène ; Ceci témoigne d'ailleurs en faveur de l'idée, admise à l'heure actuelle par de nombreux

.../...

auteurs, d'une origine gonadienne des ébauches des glandes androgènes.

D) - Considérations supplémentaires :

La dépendance, vis à vis de la présence des tractus de la gonade, du développement d'amas à caractère androgène pourrait suggérer l'existence d'une autre interprétation possible ; Ainsi :

On pourrait également concevoir l'existence, chez les Cymothoadiens, de deux amas glandulaires thoraciques, symétriques, ne possédant qu'un rôle androgène ; auquel cas, toutefois, la persistance partielle de ces formations au cours de la phase sexuelle femelle serait difficilement explicable. Chez les Gonochoriques également, on pourrait concevoir, par exemple dans le cas de Sphaeroma serratum Fabricius, que les individus mâles possèdent seulement deux glandes androgènes pour chacune des deux gonades, le filament cellulaire correspondant à l'oviducte des femelles et l'amas du péréionite VII ; ces derniers seraient uniquement androgènes, alors que la formation du segment thoracique VI et l'amas glandulaire du pléon seraient globuligènes . Dans ce cas, les individus femelles possèderaient l'oviducte et trois groupements (2 thoraciques et 1 abdominal) globuligènes. Toutefois, chez ces animaux également, cette hypothèse ne paraît pas satisfaisante, car on expliquerait difficilement pour quelles raisons chez les Sphaeromes, les individus femelles, qui sont généralement beaucoup plus petits que les individus mâles, possèdent, par rapport à ces derniers, un organe globuligène symétrique en plus.

Ceci laisserait également concevoir, d'après les résultats que nous avons obtenus, qu'une partie au moins des glandes androgènes aurait une origine mesenchymateuse, indépendante de l'ébauche de la gonade, ce qui jusqu'à présent n'a jamais été démontré, semble-t-il, d'une manière satisfaisante. De la même façon, et chez les Sphaeromes, il y aurait, en ce qui concerne l'origine du tissu androgène, des différences sensibles puisque à l'heure actuelle (JUCHAULT et LEGRAND (1960) - et JUCHAULT (1966), il est admis que le filament androgène du segment thoracique V est l'équivalent de l'oviducte des femelles et procède, par conséquent, d'une origine gonadienne.

.../...

Par contre, il y aurait sensiblement concordance avec les conclusions de VEILLET et GRAF (1958) et GRAF (1958) en ce qui concerne l'espèce Orchestia cavimana Heller . En effet, ces auteurs admettent que chez cette espèce, l'ébauche de la glande androgène est distincte de la gonade ; le spermiducte se formerait au contact ou à partir des cellules initiales de la glande androgène.

* *

**

En conclusion, les divers résultats que nous avons jusqu'à présent obtenus tendent à démontrer que chez les Cymothoidae, les amas glandulaires thoraciques, qui manifestent un rôle sécrèteur d'hormone mâle, résultent de l'association de deux formations, généralement difficilement dissociables, mais distinctes . L'une de ces formations, qui dégènerait plus ou moins rapidement suivant les espèces au cours de l'inversion sexuelle, correspondrait à un territoire androgène et de fait, il semble bien qu'elle soit surtout localisée du côté du canal déférent. L'autre territoire aurait un autre rôle, et à la suite des données exposées par BRUNTZ chez d'autres Isopodes, il semble bien que cette deuxième fonction soit une fonction globuligène.

Les amas cellulaires et glandulaires abdominaux ne paraissent posséder à priori qu'une seule fonction, la fonction globuligène.

Des recherches seront encore nécessaires pour essayer de préciser quelles peuvent être les raisons profondes de telles associations . Les résultats éventuels, ainsi obtenus, pourraient d'ailleurs permettre de préciser certains détails de la physiologie des "glandes androgènes" et de l'action hormonale correspondante.

.../...

IX) - RESUME ET CONCLUSIONS DE LA QUATRIEME PARTIE :

Cette quatrième et dernière partie de notre étude sur la biologie générale et sur la sexualité des Cymothoïdae nous a conduit à entreprendre des recherches sur "la fonction androgène", chez les espèces qui ont été retenues.

Cette fonction, localisée au niveau de certains amas cellulaires thoraciques, posait encore de nombreux problèmes :

- D'une part, la localisation topographique et anatomique exacte des formations qui possèdent un rôle sécréteur d'hormone mâle devait être précisée.

Nous avons déterminé que chez les espèces examinées, ces formations sont au nombre de deux pour chacune des deux gonades et quelles sont localisées respectivement au niveau des segments thoraciques VI et VII. Remarquons que cette disposition rappelle celle qui a été rencontrée chez certains Idoteidae ; Dans le cas particulier de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, la disposition de l'amas glandulaire VI, qui est accolé à l'oviducte, n'est pas sans rappeler celle qui a été observée chez Cyathura carinata Kröyer, par JUCHAULT (1963).

Pour chacune des espèces retenues, la morphologie de ces formations a également été précisée, en prenant comme type de référence un animal au stade de puberté mâle, stade qui correspond à un développement glandulaire optimum.

Leurs principales caractéristiques histologiques et cytologiques ont également été définies ; rappelons que les Cymothoïdae sont sensiblement conformes au schéma qui a été proposé chez les autres Crustacés ; On peut les rapprocher des Amphipodes (Par exemple : Talitrus saltator (Montagu)) et de certains Isopodes (l'Aselle par exemple, Asellus aquaticus (L.)).

Une étude des amas glandulaires abdominaux a également été poursuivie chez ces animaux.

.../...

- P H O T O G R A P H I E S 40 à 43 -
=====

Photographie 40 : - Sphaeroma serratum Fabricius.

Jeune qui évoluera vers le sexe femelle.

Topographie d'une demi section transversale au niveau de l'amas glandulaire thoracique "primordial" 7 - 10 x 10.

Photographie 41 : - Sphaeroma serratum Fabricius.

Jeune qui évoluera vers le sexe femelle.

Détail d'un amas glandulaire thoracique "primordial" 7. - 10 x 25.

Photographie 42 : - Sphaeroma serratum Fabricius.

Jeune évoluant vers le sexe mâle.

Topographie d'une demi-section transversale au niveau de l'ébauche du canal déférent et de l'amas thoracique glandulaire "primordial " 7.
10 x 10.

Photographie 43 : - Sphaeroma serratum Fabricius.

Jeune qui évolue vers le sexe mâle.

Détail de la jonction entre l'ébauche du canal déférent et l'amas glandulaire "primordial" du péréionite 7. - 10 x 25.

ft = Face tergale.

m = Masses musculaires.

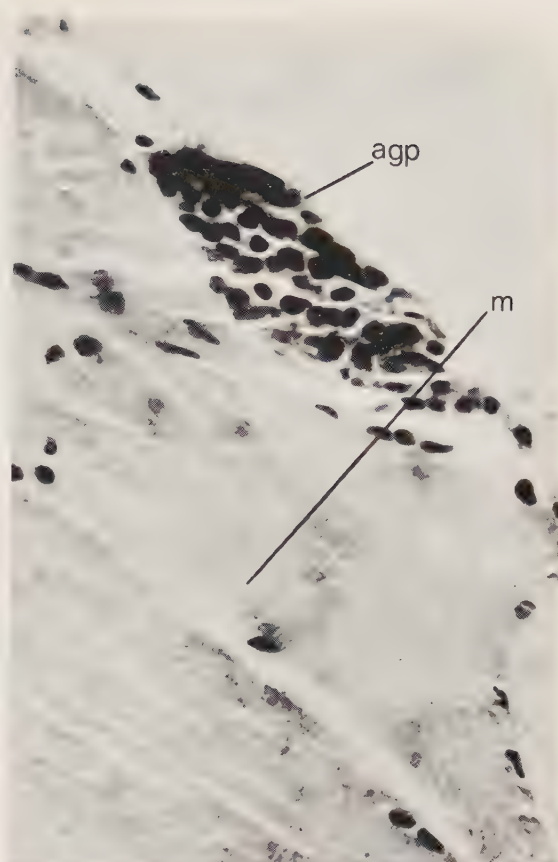
agp = Amas glandulaire "primordial" du péréionite 7.

i = Intestin.

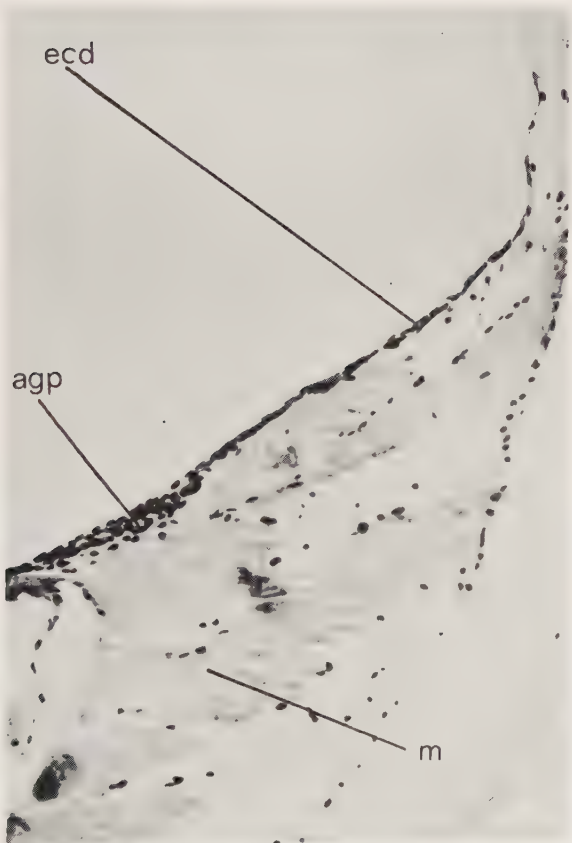
ecd = ébauche du canal déférent.



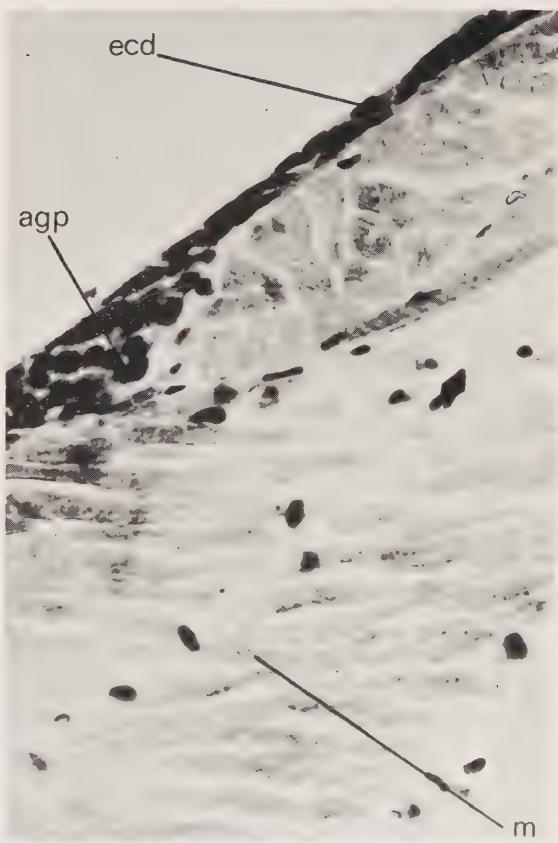
40



41



42



43

- A la suite des divers résultats obtenus chez ces parasites, résultats qui en particulier mettent en évidence l'existence de différences nettes dans l'évolution sexuelle des diverses espèces, nous avons entrepris une étude expérimentale de la fonction hormonale androgène. En effet, il était intéressant de rechercher si les différences, mises en évidence, dans le cas d'une étude de la sexualité chez les Cymothoïdae, sont ou non liées à l'existence de variations spécifiques dans l'action hormonale androgène elle-même.

Chez trois espèces appartenant à deux catégories écologiques distinctes, Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert (Parasite de surface), Limetha Audouinii (Milne Edwards) et Meinertia parallela (Otto) (parasites buccaux), cette action hormonale a été étudiée par la méthode des hétéro-greffes. Des implantations d'amas glandulaires thoraciques et abdominaux, d'individus au stade de puberté mâle à des parasites en phase sexuelle femelle, ont été réalisées.

Les résultats obtenus rendent compte respectivement :

- Des l'existence, au niveau des amas glandulaires thoraciques VI et VII, d'un rôle sécréteur d'hormone mâle. Cette fonction ne semble pas être représentée, par contre, au niveau des amas glandulaires abdominaux.

- De l'existence probable d'un taux de sécrétion androgène plus faible chez les Cymothoadiens buccaux que chez les Cymothoadiens de surface, ce qui rend compte, en partie, des modalités diverses du développement post-larvaire chez ces animaux.

Chez ces parasites, on retrouve donc des résultats qui sont à rapprocher des observations de BALESDENT et VEILLET (1958) chez certaines *Orchestia* hermaphrodites. Par contre, le cas des parasites de surface, et plus particulièrement celui de l'espèce Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert, rappelle l'hermaphroditisme protérandrique, puis simultané, des Oniscoïdes Rhyscotidae étudié par JOHNSON (1961)

- Les Cymothoïdae, étant des hermaphrodites protérandriques, passent successivement par deux phases sexuelles distinctes,

- P H O T O G R A P H I E S 44 à 47 -

=====

Photographie 44 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. Individu
au stade de puberté femelle.

Coupe transversale des utricules testiculaires.

10 x 10.

Photographie 45 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. Individu
au stade de puberté femelle.

Coupe transversale des utricules testiculaires.

10 x 25.

Photographie 46 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. Individu
au stade de puberté femelle.

Coupe transversale des utricules testiculaires.

10 x 25.

Photographie 47 : - Mothocya epimerica Costa . Individu en phase sexuelle
femelle gravide.

Coupe transversale.

10 x 2,5.

vst : Vaisseau sanguin dorsal.

ng : noyaux gigantesques.

ut : utricules.

c : coecums entériques.

i : intestin.

sp : septum péricardique.

cg : cellules germinales.

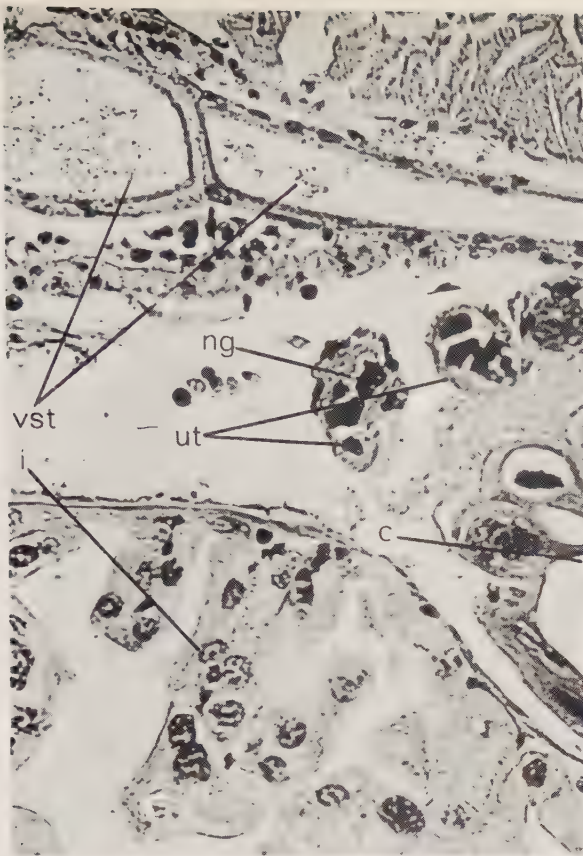
n : noyaux.

ov : ovaire.

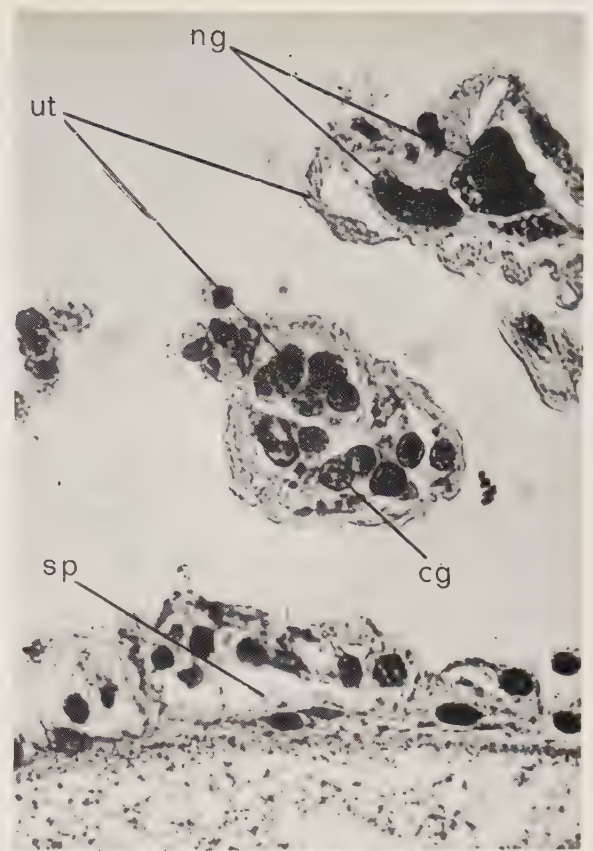
ovt : oviducte.

oo : ébauches d'oostégites.

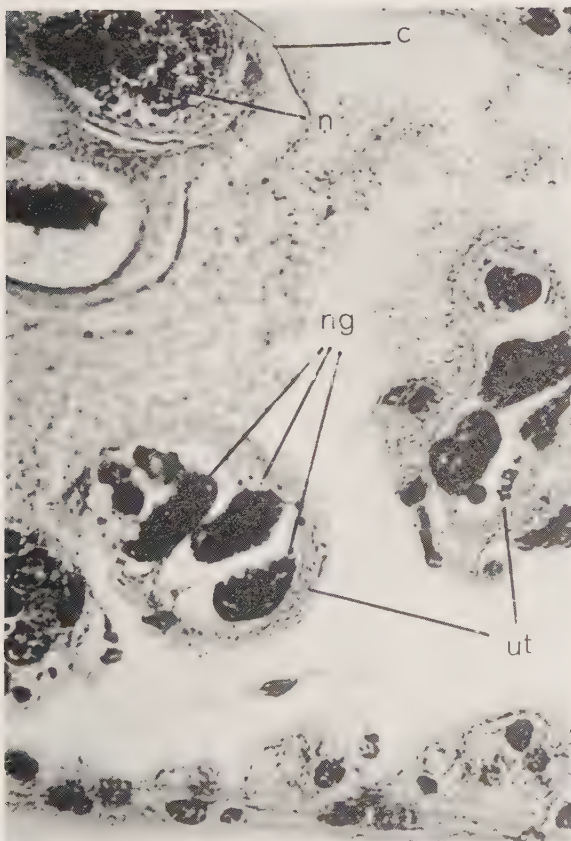
ta : tissu adipeux.



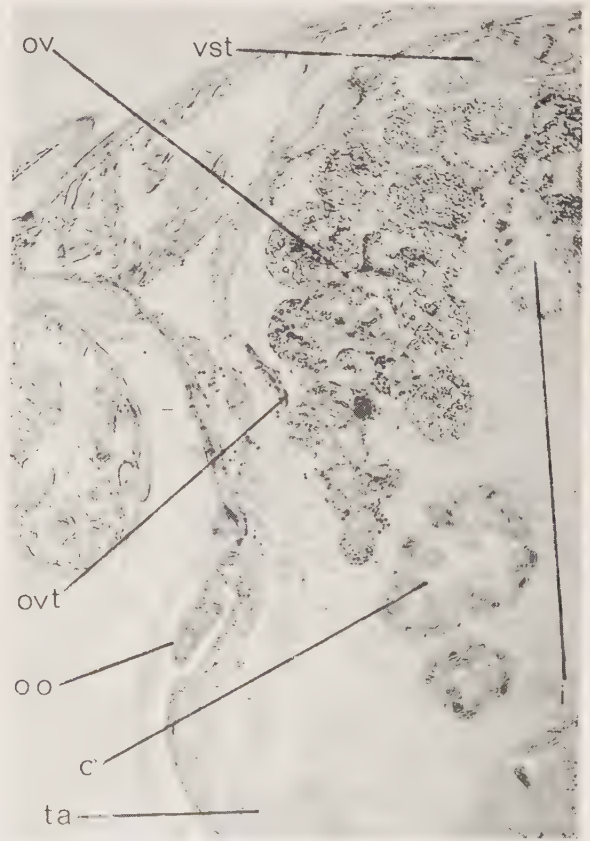
4 4



4 5



4 6



4 7

mâle et femelle ; le passage de l'une à l'autre correspond à une inversion sexuelle.

Il était donc également intéressant d'essayer de préciser les modalités de l'évolution des formations glandulaires androgènes au cours de l'évolution sexuelle des espèces.

Les résultats obtenus nous permettent de préciser :

- Que chez les Cymothoïdae, le changement de sexe est marqué par une regression partielle, et plus ou moins précoce, des formations glandulaires thoraciques VI et VII, alors que les amas abdominaux demeurent sensiblement intacts.
- Que d'autre part, dans ce cas également, il existe une concordance plus ou moins étroite avec les modalités diverses de l'évolution sexuelle des espèces. Ainsi, nous pouvons préciser que ce sont les Cymothoadiens buccaux qui présentent l'involution nette la plus précoce, en ce qui concerne les amas glandulaires thoraciques.

En outre ajoutons que les divers phénomènes, caractérisant cette regression au niveau des formations envisagées, ont été décrits.

- Nous avons précisé l'évolution des formations à caractère androgène, au cours de la phase sexuelle femelle. Comme nous venons de le voir, ceci nous a permis de démontrer leur dégénérescence partielle, plus ou moins précoce suivant les espèces.

Les résultats obtenus nous ont alors conduit à rechercher les causes de cette involution. La question que l'on pouvait se poser était en effet de savoir sous quelle influence cette dégénérescence se manifeste.

- A la suite des recherches effectuées sur certains Crustacés Décapodes hermaphrodites, il nous a paru plausible de concevoir, à priori, que le complexe céphalique neurosécrétoire pouvait jouer un rôle dans la réalisation de la persistance ou de l'involution des amas à caractère androgène.

- P H O T O G R A P H I E S 48 à 51 -
=====

Photographie 48 : - Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert. Individu au stade de puberté femelle.
Vésicule séminale remplie de spermatozoïdes.
10 x 10.

Photographie 49 : - Nerocila Orbigny Schioedte et Meinert. Individu au stade de puberté femelle.
Vue topographique.
10 x 2,5.

Photographie 50 : - Meinertia oestroides (Risso) ; Individu au stade de Puberté femelle.
Coupe transversale à travers la vésicule séminale.
10 x 40.

Photographie 51 : - Meinertia oestroides (Risso) ; Individu au stade de puberté femelle.
Coupe transversale à un autre niveau de la vésicule séminale.
10 x 25.

v = vacuoles.

c = coecums entériques.

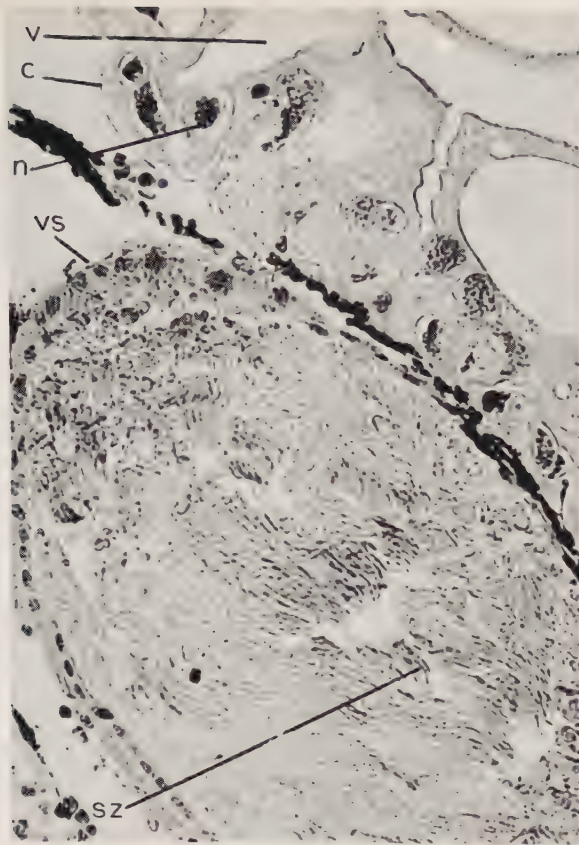
n = noyaux.

vs = vésicule séminale.

sz = spermatozoïdes.

ft = face tergale.

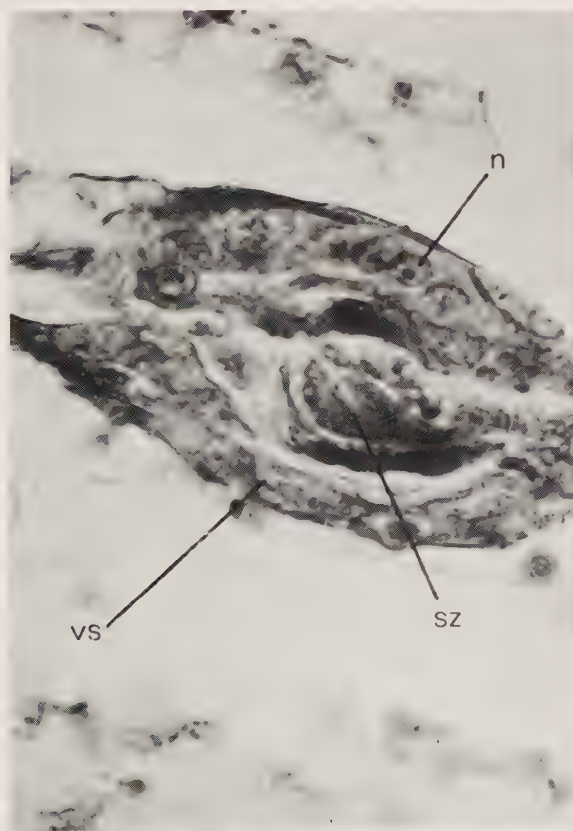
fs = face sternale.



48



49



50



51

Nous avons, pour essayer de confirmer cette hypothèse, réalisé des hétérogreffes de complexe céphalique d'individus au stade de puberté mâle chez des individus en phase sexuelle femelle.

Les résultats ainsi obtenus, complétant en particulier les observations de CARLISLE (1954) et AOTO et NISHIDA (1956) chez certaines crevettes hermaphrodites, et témoignant en faveur de l'hypothèse de CHARNIAUX-COTTON (1958), nous ont permis de mettre en évidence l'existence d'une régulation neuro-hormonale de la fonction androgène.

- L'étude de l'évolution des amas glandulaires androgènes, au cours de l'évolution sexuelle des Cymothoïdae, nous a également permis de remarquer que ces formations ne dégénèrent pas complètement au cours de l'inversion sexuelle, mais persistent en partie durant la phase sexuelle femelle.

Nous avons alors essayé de déterminer quelles sont les causes de ce phénomène, qui en particulier différencie les Cymothoïdae des crevettes hermaphrodites protérandriques, chez lesquelles les glandes androgènes dégénèrent complètement.

Pour essayer d'éclaircir ce problème, des études diverses ont été poursuivies ; nous avons ainsi envisagé tour à tour :
L'étude histologique, anatomique et topographique, des amas glandulaires thoraciques et abdominaux chez d'autres Isopodes Flabellifères, libres et gonochoriques : Les Sphaeromes.

Les principales observations réalisées peuvent être résumées de la façon suivante :

- Chez les Sphaeromes il existe, chez les individus femelles comme chez les individus mâles, des amas glandulaires thoraciques et abdominaux sensiblement identiques, particulièrement en ce qui concerne la morphologie et la localisation.

- Chez les Sphaeromes, il existe deux glandes androgènes par gonade ; L'une, située au niveau du péréionite V, est l'équivalent androgène de l'oviducte des femelles ; Des deux amas glandulaires thoraciques VI et VII,

- P H O T O G R A P H I E S 52 à 55 -
=====

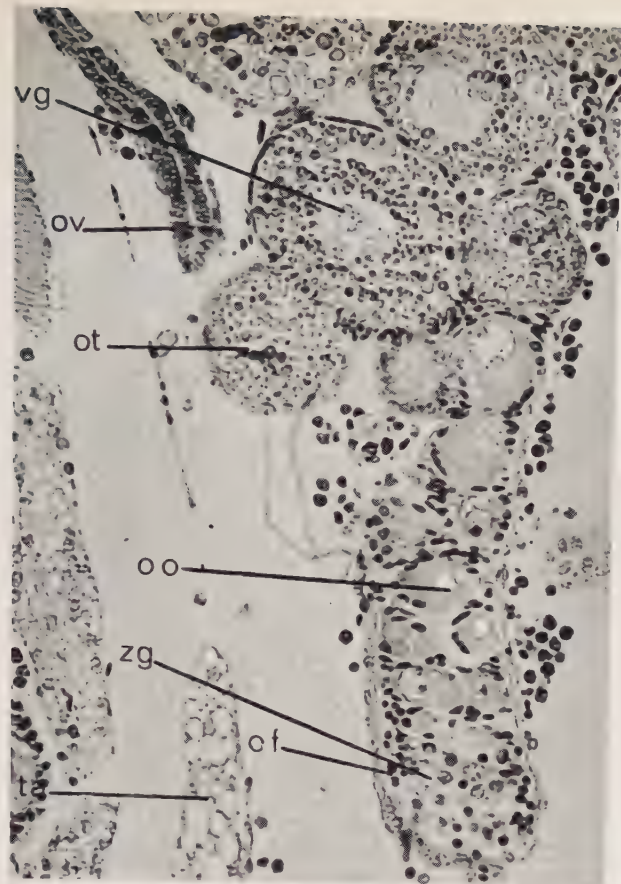
Photographie 52 : - Mothocya epimerica Costa. Individu au stade de puberté femelle. Portion ovarienne.
10 x 10.

Photographie 53 : - Mothocya epimerica Costa . Individu au stade de puberté femelle. Portion ovarienne.
10 x 25.

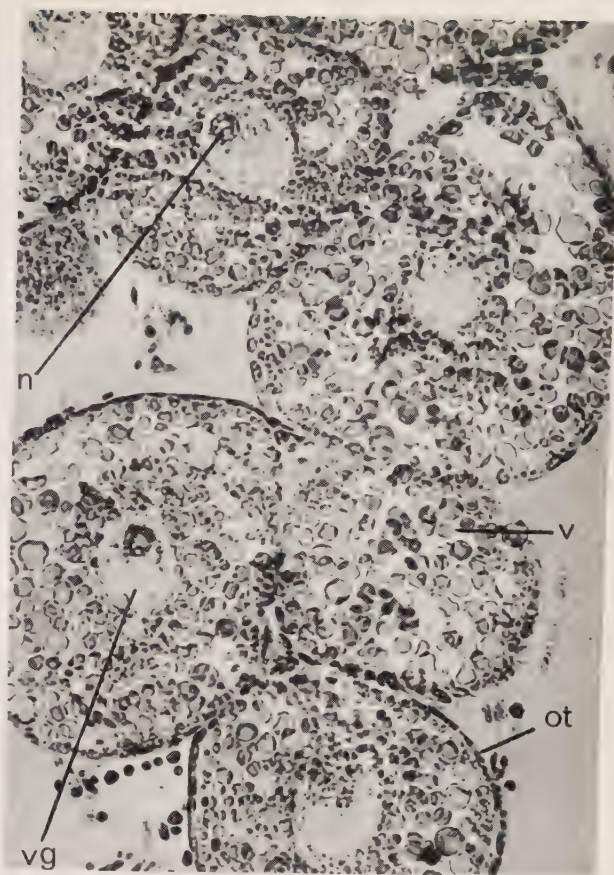
Photographie 54 : - Anilocra physodes (L.) - Ovaire de femelle ayant pondu.
10 x 10.

Photographie 55 : - Meinertia oestroides (Risso) - Ovaire de femelle ayant pondu, avec reprise de l'ovogenèse.
10 x 10.

vg : vésicule germinative.
ov : oviducte.
ot : ovocyte à vitellus.
oo : ovocyte jeune.
zg : zone germinative.
cf : cellules folliculeuses.
ta : tissu adipeux.
n : nucléole.
v : vitellus.
ov' : ovaires.
cfs : cellules folliculeuses et de soutien.
r : paroi externe.
r' : paroi interne.



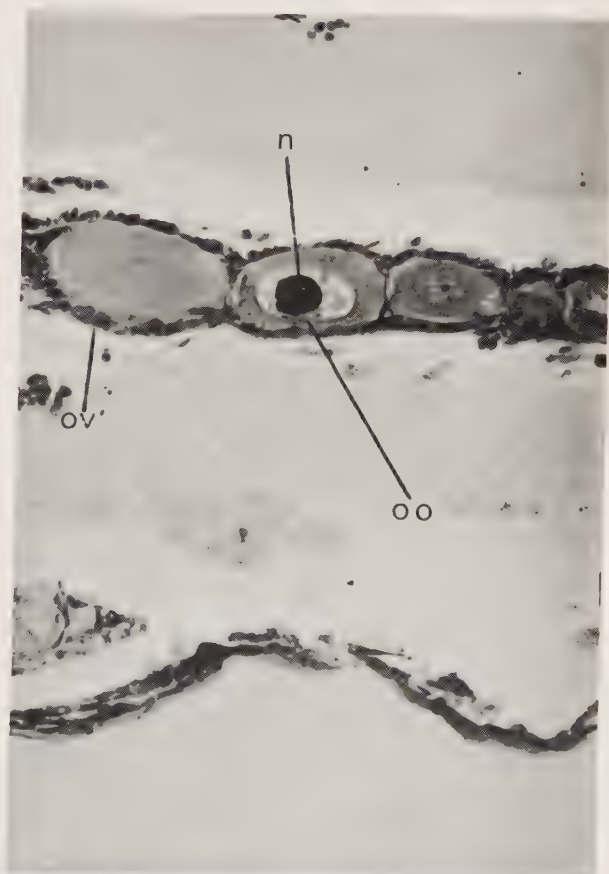
52



53



54



55

seul le dernier possède un rôle sécrèteur d'hormone mâle.

Au niveau des péréionites VI et VII des femelles, deux amas glandulaires sont également visibles.

A la suite des résultats obtenus, à la fois chez les Cymothoïdae et les Sphaeromes, il semble que nous pouvons supposer, au sein des amas cellulaires qui chez les mâles de l'espèce gonochorique et chez les individus en phase sexuelle mâle des hermaphrodites manifestent un rôle androgène, l'existence d'une deuxième fonction au moins, qui doit être évidemment commune au deux sexes ou aux deux phases sexuelles.

Un tel état de fait rendrait compte, en particulier, de la dégénérescence incomplète des "glandes androgènes" des Cymothoïdae au cours de l'évolution sexuelle, la deuxième fonction persistant seule chez les individus en phase sexuelle femelle, alors que l'action androgène régresse. De la même façon, cela expliquerait pour quelle raison, chez les mâles et les femelles de certains Isopodes marins gonochoriques, on retrouve des amas glandulaires sensiblement identiques mais qui, chez les premiers, possèdent une fonction androgène caractéristique, du moins en ce qui concerne les formations thoraciques VII du Sphaerome.

- A ce stade des recherches entreprises, il était normal de se demander quelles pourraient être alors les modalités profondes d'une telle association fonctionnelle et en particulier, si la totalité des formations considérées intervenait dans la réalisation de la fonction hormonale androgène.

Pour cette raison, nous avons essayé de préciser cette question en envisageant l'étude du développement larvaire des amas glandulaires thoraciques VI et VII et abdominaux chez les Cymothoïdae et les Sphaeromes.

Les résultats obtenus tendent à démontrer que les amas glandulaires thoraciques, qui chez les Cymothoïdae et les Sphaeromes manifestent un rôle sécrèteur d'hormone mâle, résultent de l'association de deux formations qui procèdent d'origines distinctes : l'une, qui dégénèrerait seule, et plus ou moins rapidement au cours de l'inversion du sexe chez les

- P H O T O G R A P H I E S 56 à 59 -
=====

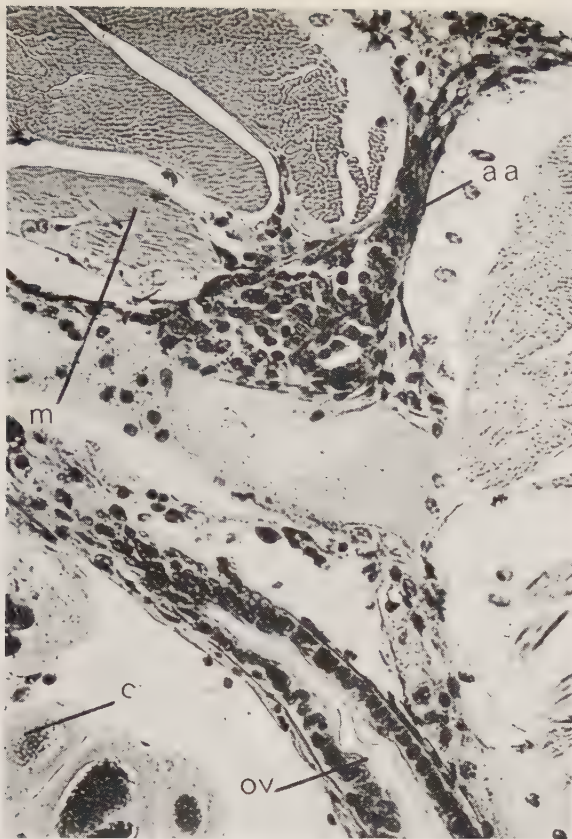
Photographie 56 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. Individu
au stade de puberté femelle jeune.
Amas glandulaire thoracique VI - Zone à noyaux lâches.
10 x 10.

Photographie 57 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. Individu
au stade de puberté femelle jeune.
Amas glandulaire thoracique VI - zone à noyaux lâches.
10 x 25.

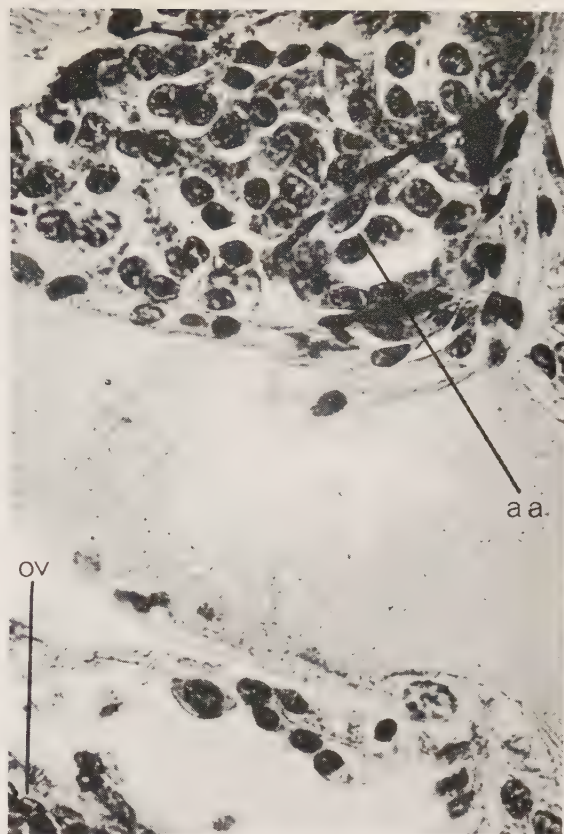
Photographie 58 : - Meinertia oestroides (Risso). Individu au stade de
puberté femelle.
Amas glandulaire thoracique VII - Zone à nombreux
noyaux et cellules colorables en masse.
10 x 25.

Photographie 59 : - Meinertia oestroides (Risso). Individu au stade de
puberté femelle.
Amas glandulaire thoracique VII - Zone à noyaux et
cellules colorables en masse. Vue topographique.
10 x 10.

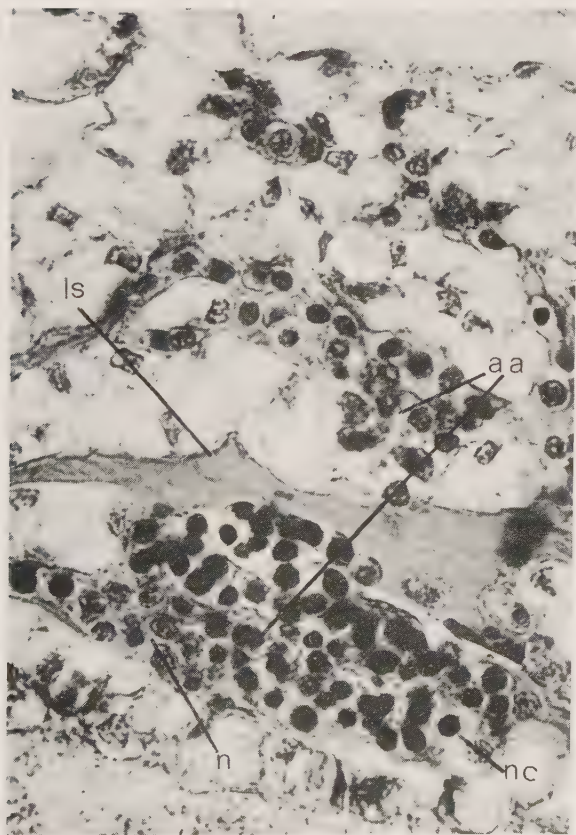
m : muscles.
aa : amas glandulaires.
ov : oviducte.
c : coecums antérieurs.
ls : lacune sanguine.
n : noyaux granuleux.
nc : noyaux colorables en masse.
ta : tissu adipeux.



56



57



58



59

Cymothoïdae, correspondrait à un territoire androgène ; A la suite des résultats que nous avons obtenus, et des recherches entreprises dans ce sens par de nombreux auteurs chez les Crustacés, il est probable qu'il tire son origine de l'ébauche gonadique. L'autre territoire aurait un autre rôle et il provient assurément d'une ébauche mesodermique indépendante des gonades.

- Aux amas glandulaires thoraciques VI et VII des Cymothoïdae correspondent donc certainement deux fonctions, localisées au niveau de deux territoires distincts : l'une de ces fonctions a été testée et reconnue ; il s'agit d'une fonction hormonale androgène. On peut alors se demander quelle doit être la deuxième fonction.

Les résultats obtenus par BRUNTZ (1907) chez d'autres Isopodes, et à la suite d'une étude des organes lymphoïdes, phagocytaires et excréteurs des crustacés supérieurs, nous permettent d'estimer qu'il pourrait s'agir d'une fonction globuligène.

- o -

Des recherches complémentaires seront cependant encore nécessaires. Il reste en effet à démontrer, de façon certaine, la fonction globuligène et à trouver si une telle association revêt un aspect intéressant pour la fonction androgène ou si elle reste totalement étrangère.

*

*

*

- P H O T O G R A P H I E S 60 à 63 -
=====

Photographie 60 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. Animal au stade de puberté femelle après une greffe androgène d'amas VII.

Utricules. 10 x 25.

Photographie 61 : - Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. Animal au stade de puberté femelle après une greffe androgène d'amas VII. Autre niveau.

Ovaire et utricules. 10 x 25.

Photographie 62 : - Meinertia oestroides (Risso).

Individu au stade de puberté femelle.

Amas glandulaire thoracique VII. Zone à nombreux noyaux colorables en masse.

10 x 25.

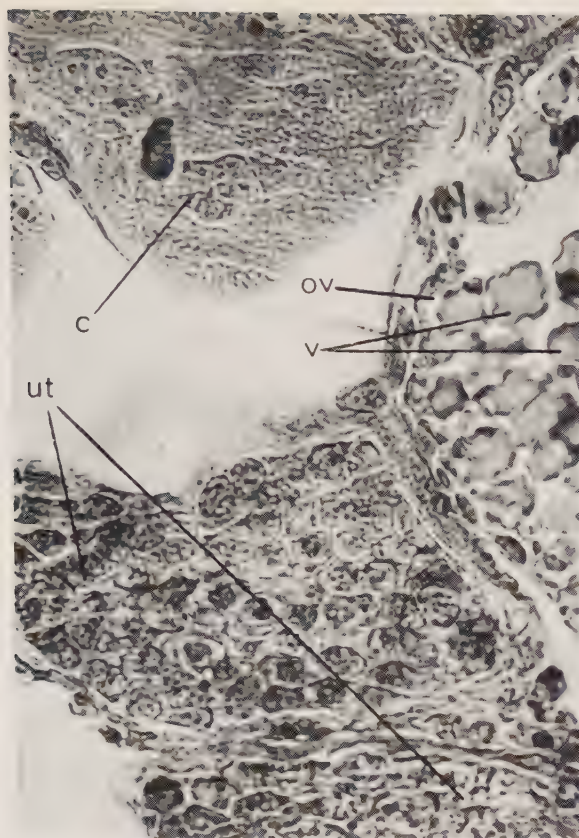
Photographie 63 : - Meinertia oestroides (Risso).

Individu au stade de puberté femelle.

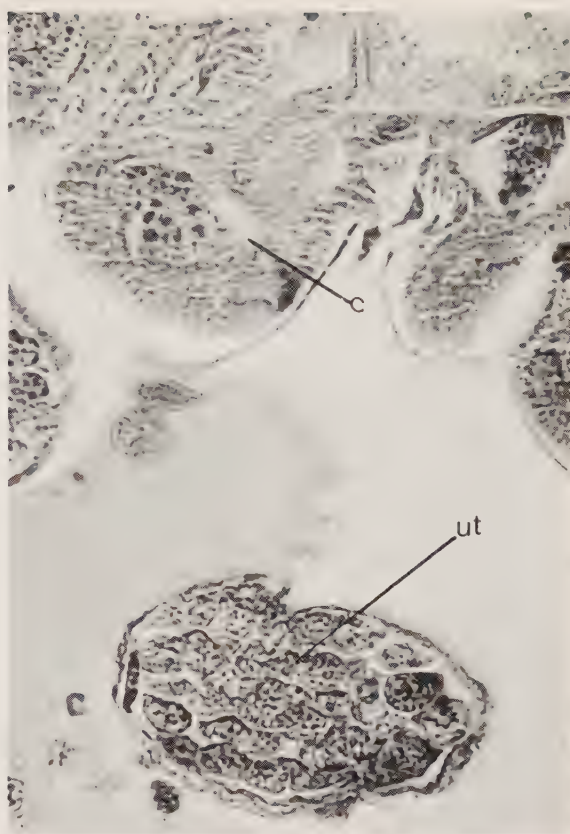
Amas glandulaire thoracique VII - Zone à nombreux noyaux colorables en masse.

10 x 25.

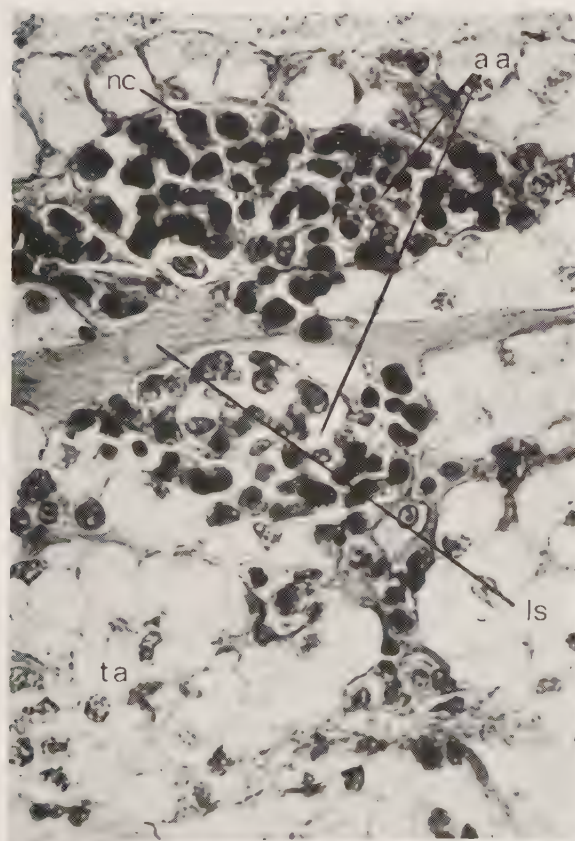
- c : coecums entériques.
- ov : ovocyte.
- v : vitellus.
- ut : utricules.
- nc : noyaux et cellules colorables en masse.
- aa : amas glandulaire thoracique.
- ls : lacune sanguine.
- ta : tissu adipeux.



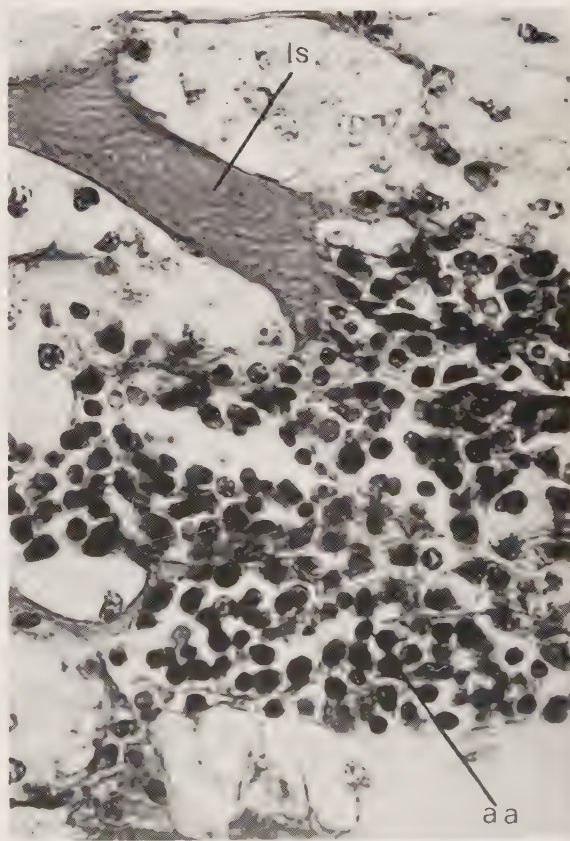
60



61



62



63

RESUME ET CONCLUSIONS GENERALES

=====

DE L' ENSEMBLE DES RECHERCHES

=====

Dans notre travail, nous avons étudié la bionomie et la sexualité de plusieurs espèces de Cymothoïdae, appartenant aux genres français les plus caractéristiques. L'exposé de nos recherches a pu paraître long, car en effet les mêmes techniques, les mêmes études ont dû être envisagées pour chacune des six espèces retenues. Mais une recherche comparative entre ces divers parasites ne pouvait être valable qu'après une étude biologique minutieuse de chacun d'entre eux ; l'extrapolation d'observations effectuées sur une espèce, à d'autres espèces même voisines, risque souvent d'être une source d'erreurs.

Les recherches que nous avons poursuivies sur certains représentants de cette famille mal connue de Crustacés Isopodes apportent des résultats variés. Ceux-ci ont été résumés et souvent discutés à la fin de chaque partie de ce travail ; nous soulignerons donc, seulement, les principaux résultats obtenus et les conclusions auxquelles ils conduisent.

Les Cymothoïdae possèdent deux caractéristiques fondamentales qui font que ces animaux sont à la fois des parasites externes de poissons et des crustacés hermaphrodites protérandriques. Ainsi se trouvaient par conséquent tracées les orientations de recherche que nous avons suivies.

Après une courte période de vie libre, suivant immédiatement la mise bas, ces parasites vont se fixer sur les poissons durant leur existence larvaire. Sur ces derniers, leur évolution va se poursuivre, évolution qui est toujours conditionnée par l'existence d'un hermaphroditisme protérandrique.

Mais alors que certains Cymothoïdae, manifestant une spécificité

.../...

parasitaire assez large, vont pouvoir se fixer indifféremment sur des poissons appartenant à des espèces ou à des genres différents, d'autres rechercheront toujours des hôtes appartenant à une espèce ou à un genre bien défini ; d'ailleurs, les Cymothoïdae qui sont étroitement inféodés à une espèce ou à un genre bien défini de poissons, verront souvent leurs caractéristiques de spécificité parasitaire se maintenir géographiquement.

Toutefois, même sur des hôtes adéquats, les fixations ne seront pas toujours réalisables. Un Cymothoïdae pourra toujours venir se fixer sur des poissons de tailles diverses et non point uniquement sur des hôtes d'une taille donnée bien précise. Cependant, les tailles des poissons qui peuvent subir de telles infestations seront toujours comprises entre certaines limites, minimale et maximale, d'ailleurs variables suivant les espèces de poissons et les espèces de parasites. Ainsi, le parasitisme ne pourra pas être effectif sur de très jeunes poissons ; de la même façon, au cours de la croissance des hôtes, les possibilités d'infestations ne vont pas se maintenir constamment. En effet, au delà d'un certain seuil, correspondant à l'acquisition par les poissons d'une taille donnée, les possibilités d'infestation vont regresser nettement et bientôt, des fixations de parasites ne seront plus réalisables. Parmi les espèces que nous avons étudiées, seule l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert ne présente pas de telles caractéristiques ; en effet dans ce cas, si les fixations de parasites ne sont toujours pas possibles sur de jeunes poissons, les possibilités d'infestation, une fois apparues, vont par contre se maintenir constamment et quelles que soient les tailles des poissons.

Mais si la taille des poissons est en relation étroite, dans la majorité des cas, avec les possibilités de fixation des Cymothoïdae, il n'en est pas de même en ce qui concerne le sexe des hôtes. En effet, ces parasites vont se fixer indifféremment sur des poissons de sexe mâle ou sur des poissons de sexe femelle. C'est seulement dans le cas de l'espèce Emetha Audouinii (Milne Edwards), espèce qui n'a jamais été rencontrée sur des téléostéens de sexe mâle, que l'on pourrait supposer à priori l'existence d'un choix de ce type. C'est en réalité ce qui se produit, puisque les parasites se fixent uniquement sur des poissons de sexe femelle. Mais, même dans ce

.../...

cas, si l'existence d'un parasitisme électif est indéniable, il faut bien admettre qu'il est directement conditionné, à la fois par l'existence d'une limitation des possibilités d'infestations en rapport avec l'accroissement en taille des hôtes et par l'existence, chez ces derniers, d'une évolution sexuelle conditionnée par un hermaphroditisme protérogynique. En effet, les fixations des Cymothoïdae vont intervenir sur des poissons Centracanthidae de tailles variables, mais toujours relativement faibles ; ces derniers sont alors en phase sexuelle femelle. Au bout d'un certain temps, les poissons atteindront une taille donnée au delà de laquelle les possibilités d'infestation vont regresser et le parasitisme cesser ; pendant cette évolution, les poissons seront encore sexuellement femelles ; ils ne subiront l'inversion sexuelle que plus tard, ce qui fait que le parasitisme ne sera plus possible quand la phase sexuelle mâle débutera.

On peut donc affirmer qu'en règle générale, le sexe des poissons n'a aucune influence directe sur la répartition parasitaire. De la même façon, un poisson déjà parasité par un Cymothoadien d'une espèce donnée, pourra dans certains cas être secondairement infesté par un représentant d'une autre espèce de Cymothoïdae. Ainsi, il ne paraît pas exister de compétition interspécifique entre les Cymothoadiens vivant habituellement dans la cavité buccale des poissons et ceux qui se fixent normalement sur les flancs des hôtes.

La notion de parasitisme fait immédiatement penser à l'existence d'une vie sédentaire des individus infestants. En effet, une fois l'évolution post-larvaire commencée, les Cymothoïdae vont poursuivre leur développement sur les poissons. Mais si, chez certaines espèces, les individus, une fois fixés sur un hôte, poursuivent immuablement leur développement ultérieur sur le même poisson, chez d'autres espèces, des migrations actives de certains individus, d'un hôte à un autre, sont possibles. Dans ce dernier cas, qui correspond à des parasites vivant normalement sur les flancs ou dans les cavités branchiales des poissons, les possibilités d'effectuer des migrations sont généralement en relation étroite avec le stade sexuel des parasites considérés ; en effet, des changements d'hôtes seront possibles pour les jeunes et certains individus en phase sexuelle mâle ; par contre

l'existence d'une vie essentiellement sédentaire sera la règle pour les individus en phase sexuelle femelle. C'est seulement dans le cas de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert que les individus en phase sexuelle femelle peuvent encore effectuer des migrations actives.

Qu'il s'agisse de Cymothoïdae parcourant l'évolution larvaire, et qui viennent se fixer pour la première fois sur les poissons, ou de parasites en train d'effectuer des migrations, on constate qu'ils se fixent surtout sur les nageoires des poissons, plus rarement au niveau des flancs ou de la bouche. Mais les fixations une fois réalisées, les individus vont toujours venir se localiser, secondairement et électivement, en certains points bien précis du corps des poissons. Cette localisation définitive est fonction du stade sexuel des parasites ; en effet, des localisations assez variables sont encore possibles pour les individus qui parcourent la phase sexuelle mâle ; les parasites en phase sexuelle femelle, au contraire, ont toujours des caractéristiques biotopiques bien précises.

Trois catégories écologiques peuvent ainsi être définies, si l'on tient compte des biotopes préférentiels des individus en phase sexuelle femelle :

- On peut d'abord distinguer des Cymothoïdae "buccaux", fixés dans la cavité buccale des hôtes.
- D'autres parasites sont fixés dans les cavités branchiales des poissons. Ils peuvent être rangés dans une deuxième catégorie écologique, celle des Cymothoadiens "branchiaux".
- Certains, enfin, sont simplement parasites sur les flancs ou les nageoires des hôtes ; ils correspondent à la catégorie des Cymothoïdae de "surface".
- Entre plusieurs espèces appartenant à une même catégorie écologique, il peut d'ailleurs exister des variations de détails très caractéristiques.

Les Cymothoïdae "buccaux", une fois fixés sur les hôtes, évolueront à demeure sur le même poisson ; ce n'est que dans le cas des Cymothoadiens "branchiaux" ou "de surface" que des migrations actives, accompagnées de changements d'hôtes, seront réalisables par certains individus.

Les parasites sont généralement plus ou moins profondément "adaptés" à leur mode de vie particulier. Chez les Cymothoïdae, dont la morphologie générale n'est pas profondément affectée par l'existence d'une vie essentiellement parasitaire, on observe cependant des variations morphologiques, biologiques et physiologiques, en rapport avec les diverses caractéristiques écologiques. Mais il faut bien souligner qu'il ne s'agit, en aucun cas, de "caractères adaptatifs" généraux pour l'ensemble de la famille.

Deux modifications sont très significatives :

- L'importance quantitative de la cuticule et sa minéralisation sont plus faibles chez les parasites "buccaux" que chez les parasites "de surface". Dans ces conditions, alors que les espèces "calcifiées" ont pu survivre en tant que parasites "de surface", par contre, la faiblesse cuticulaire de certains autres ne leur a permis de survivre que dans une niche écologique où une protection leur était assurée.

- Ces variations du matériel cuticulaire sont accompagnées de modifications physiologiques plus profondes, en particulier au niveau des organes respiratoires. En effet, alors que les parasites "buccaux" (qui perdent rapidement leurs facultés de nage, une fois leur fixation réalisée sur les hôtes) voient l'ensemble de leurs pléopodes évoluer en organes de la respiration, les Cymothoïdae de surface présentent des pléopodes qui vont évoluer différemment suivant leur emplacement. Ainsi, les pléopodes des deux premières paires ne perdront jamais leur rôle natatoire, permettant des processus actifs de nage, en particulier chez les jeunes et certains individus en phase sexuelle mâle ; par contre, les pléopodes des trois dernières paires évolueront uniquement en organes respiratoires et subiront des modifications structurales et fonctionnelles en rapport avec cette dernière fonction.

On peut d'ailleurs ajouter que même dans le cas des cavités incubatrices des individus en phase sexuelle femelle, on observe des variations nettes entre les parasites "buccaux" et les parasites "de surface". Ainsi, aux Cymothoïdae "buccaux" (ceux qui doivent craindre le moins l'intervention d'accidents mécaniques) correspondent des chambres incubatrices de consistance toujours relativement faible ; dans ce cas, il est d'ailleurs

évident que la jointivité des oostégites est surtout assurée grâce à l'application des parasites sur la langue ou la voûte palatine des hôtes. Au contraire, les chambres marsupiales des Cymothoïdae "de surface" sont toujours plus solidement structurées.

Une fois leur fixation réalisée sur les poissons, les parasites vont se nourrir en aspirant le sang de leurs hôtes. Mais le processus actif d'alimentation n'est pas un phénomène continu mais cyclique, au cours duquel se succèdent alternativement des suctions de sang du poisson et des processus d'absorptions au niveau des coecums entériques des parasites.

En outre, si les Cymothoïdae se nourrissent à partir du sang des poissons, il ne s'agit pas de la seule manifestation du parasitisme par ces animaux ; En effet, sur les poissons, la présence de tels parasites provoque, dans certains cas, des modifications assez spectaculaires. Ainsi, le parasitisme par des Cymothoadiens "buccaux", en phase sexuelle femelle et fixés sur le plafond buccal des hôtes, est suivi de modifications nettes au niveau de la denture des poissons et de variations morphologiques du crâne. Pour l'instant, le déterminisme profond de ces modifications nous échappe encore ; toutefois, nous pouvons indiquer que le parasite et l'hôte paraissent tirer profit de ces variations structurales ; en effet, les Cymothoïdae se trouvent alors en partie hors du courant buccal des poissons ; ceci doit en particulier leur procurer une protection efficace, en même temps que l'alimentation des poissons s'en trouve facilitée. De la même façon, le parasitisme par des Cymothoïdae "branchiaux" provoquera des dégénérescences plus ou moins importantes au niveau des arcs branchiaux des poissons, dégénérescences qui sont accompagnées de variations topographiques au niveau de la cavité buccale et pharyngienne. Dans ce cas également, l'importance de l'action parasitaire est toujours fonction du stade sexuel parcouru par les parasites ; elle est maximale dans le cas de Cymothoïdae en phase sexuelle femelle. D'autre part, ces modifications apparentes doivent être accompagnées d'influences plus profondes, en particulier sur le métabolisme respiratoire des hôtes ; il est également possible que les variations qui interviennent au niveau de la cavité pharyngienne des poissons, variations qui se manifestent surtout par une compression de la cavité péricardique et du coeur, doivent avoir un retentissement physiologique plus profond.

.../...

Par contre, le parasitisme par des Cymothoïdae ne paraît pas avoir d'influence sur la croissance des poissons. D'ailleurs, les poissons parasités se nourrissent normalement.

Durant leur existence parasitaire, le développement de ces animaux sera toujours conditionné par un hermaphroditisme protérandrique fonctionnel. Ainsi, en règle générale, les Cymothoïdae vont toujours parcourir successivement deux phases sexuelles distinctes : une phase sexuelle mâle et une phase sexuelle femelle ; mais les caractéristiques de sexualité et de reproduction seront souvent, pour chaque espèce ou chaque genre, en relation plus ou moins étroite avec les caractéristiques écophysiologiques correspondantes.

Chez les Cymothoïdae, la reproduction pourra ainsi correspondre soit à un phénomène continu soit à un phénomène saisonnier. En effet, alors que les parasites "buccaux" peuvent se reproduire durant toute l'année, les Cymothoadiens "de surface" ne possèdent, au contraire, qu'une période de reproduction limitée aux seuls mois de printemps et d'été. Chez les premiers, il existe alors des variations saisonnières dans la fécondité et les pontes d'Automne et d'Hiver sont toujours plus faibles.

Les caractéristiques principales du développement larvaire sont cependant toujours homologues, quelle que soit l'espèce envisagée. Après l'éclosion, les individus au stade pullus primus vont poursuivre leur développement à l'intérieur du marsupium maternel. Ils subiront là une première mue larvaire très particulière, qui les fera passer du stade pullus primus au stade pullus secundus ; cette exuviation est particulière en ce sens qu'elle diffère sensiblement de celles que subissent les parasites adultes, puisque l'exuvie est rejetée en un seul temps. Les larves au stade pullus secundus, une fois libérées du marsupium maternel, vont subir une deuxième mue qui les fait passer au stade III ; c'est à la suite de ce stade que les animaux subissent la troisième mue larvaire qui leur permet d'acquérir les péréïopodes de la septième paire, mais qui sont encore rudimentaires et repliés sous la face sternale. A la suite de ce stade (IV), une nouvelle mue va se dérouler, mue qui marquera le passage à l'évolution post-larvaire.

.../...

Par contre, le développement post-larvaire se signale par l'existence de variantes possibles. D'une manière générale, cinq stades successifs peuvent se manifester, stades qui correspondent respectivement : à un stade de puberté mâle, un stade de prolongation de la puberté mâle, un stade de transition, un stade de puberté femelle et un stade de prolongation de la puberté femelle. Mais à partir de ce schéma général, des variations nettes vont se manifester suivant les genres et les espèces envisagées, variations qui sont toujours en relation avec certaines des caractéristiques écophysiologiques des diverses espèces.

Ainsi, alors que les parasites "buccaux" présentent toujours une évolution post-larvaire caractérisée par la succession des cinq stades précités, par contre, cette évolution ne comportera que quatre stades successifs chez les Cymothoadiens "branchiaux" ou "de surface". Mais chez les Cymothoïdæ qui présentent une évolution de ce type, des variations nettes peuvent encore se manifester suivant les espèces envisagées. Ainsi :

- La réduction du nombre des stades sexuels post-larvaires pourra dans certains cas, comme celui de l'espèce Anilocra physodes (L.) ou celui des parasites "branchiaux", résulter de l'absence d'un stade de transition bien défini, remplacé alors par une simple mue d'inversion sexuelle, qui prend également la signification physiologique d'une mue de puberté femelle. L'évolution post-larvaire de l'espèce Anilocra physodes (L.) de Méditerranée est donc sensiblement différente de celle de l'espèce Anilocra frontalis Milne Edwards de Roscoff, étudiée par LEGRAND (1952).

- Dans d'autres cas, comme celui de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, c'est le stade de prolongation de la puberté mâle qui n'existera pas.

Il s'ensuit que si les cycles évolutifs des Cymothoïdæ sont dans tous les cas caractérisés par l'existence d'un hermaphroditisme protérandrique, l'inversion sexuelle pourra intervenir suivant deux modalités différentes : - soit par l'intermédiaire d'un stade de transition distinct soit au cours d'une simple mue.

.../...

De la même façon, les possibilités d'inversion sexuelle apparaîtront plus ou moins précocement suivant les parasites considérés. Ces caractéristiques diverses sont liées à certains caractères différentiels des espèces et en particulier au phénomène observé pour la première fois par LEGRAND (1952) et concernant l'influence de la présence d'un conjoint femelle sur le changement de sexe d'un individu en phase sexuelle mâle. La portée de cette influence est très effective dans le cas des parasites "buccaux" qui sont, même durant le stade de puberté mâle, incapables de nager ; ces parasites sont donc incapables d'effectuer des migrations actives et par conséquent, d'échapper à cette influence ; dans ces conditions, tous les individus parcourent obligatoirement deux premiers stades correspondant à la phase sexuelle mâle, avant de passer au stade de transition correspondant à l'inversion sexuelle. Par contre, chez les Cymothoïdae "branchiaux" ou "de surface", cette influence sera moins générale du fait de la persistance, durant au moins une partie de la phase sexuelle mâle, des possibilités de nage ; il en résulte que ces parasites garderont, au moins pendant un certain temps, la latitude de changer activement d'hôte, et l'influence précédente possèdera de ce fait une généralisation bien moins étroite ; dans ce dernier cas, l'évolution pourra toujours être plus précoce. Ainsi, chez Nerocila Orbigny Schloedte et Meinert, l'inversion sexuelle, et le passage au stade de transition, se situe dès la fin du stade de puberté mâle ; ceci n'est pas pour surprendre puisque cette espèce garde longtemps intactes ses possibilités de nage. De la même façon, chez les deux espèces Mothocya epimerica Costa et Anilocra physodes (L.), certains individus pourront déjà subir la mue d'inversion sexuelle dès la fin du stade de puberté mâle ; mais dans ces deux derniers cas, tous les individus ne vont pas pouvoir changer de sexe à ce moment là et les inversions sexuelles pourront se produire tout au long du stade de prolongation de la puberté mâle.

Une fois leur inversion sexuelle réalisée, les individus vont parcourir la phase sexuelle femelle, mais les caractéristiques physiologiques de cette phase présenteront des variations nettes suivant les parasites et les catégories écologiques envisagées. Ainsi, une phase sexuelle femelle "nette" peut seulement être définie dans le cas des Cymothoadiens "buccaux". Le cas des parasites "branchiaux" et celui des parasites "de surface" se

.../...

rapproche au contraire davantage de l'hermaphroditisme présent chez les Rhycotidae (Oniscoïdes), étudié par JOHNSON (1961). En effet chez ces parasites, et durant une partie ou toute la phase sexuelle femelle, des caractères tels que les appendix masculina et les vésicules séminales remplies de spermatozoïdes, vont persister. Rappelons, par exemple, que dans le cas de l'espèce Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert, les appendix masculina persistent durant toute l'évolution sexuelle femelle. Dans ces conditions, on peut se demander si cette persistance ne serait pas liée à l'existence de possibilités d'autofécondation ; les résultats obtenus jusqu'à présent ont toujours été négatifs.

D'ailleurs, si dans le cas des parasites "branchiaux" ou "de surface", certains caractères de la phase sexuelle mâle persistent durant la phase sexuelle femelle, par contre, en ce qui concerne le développement ovarien, les parasites "buccaux" se caractérisent par une tendance précoce à une évolution dans le sens femelle.

Chez les Cymothoïdae, il existe donc souvent une interdépendance plus ou moins étroite entre les caractéristiques écophysiologiques des espèces et leurs caractéristiques sexuelles. Mais ce sont les modalités de réalisation de la fonction androgène et l'existence d'une action neurohormonale qui physiologiquement vont régler le déroulement des cycles de développement des diverses espèces, ainsi que leurs variations.

En effet, l'existence probable d'un taux de sécrétion androgène plus faible chez les Cymothoadiens "buccaux" que chez les parasites "de surface" rend compte en partie des modalités diverses du développement postlarvaire chez ces animaux. D'autre part, le changement de sexe est conditionné par une involution partielle et plus ou moins précoce des formations glandulaires androgènes, et ce sont les Cymothoïdae "buccaux" qui présentent l'involution nette la plus précoce.

Cette involution des glandes androgènes est d'ailleurs elle-même conditionnée par l'intervention d'une action neurohormonale, dont le taux

.../...

est peut-être également spécifique.

Mais on peut cependant remarquer que les amas androgènes, s'ils involuent au cours de l'inversion sexuelle, ne dégénèrent que partiellement et vont toujours persister, en partie, durant la phase sexuelle femelle. Il semble que l'explication de cette persistance incomplète des amas glandulaires androgènes des Cymothoïdae, durant la phase sexuelle femelle, doit être recherchée dans l'existence, au niveau de ces formations, de deux fonctions : l'une est évidemment la fonction androgène, l'autre fonction paraissant être une fonction "globuligène". En effet, BRUNTZ (1907), chez d'autres Isopodes, a décrit des formations glandulaires thoraciques et abdominales, auxquelles il attribue un rôle globuligène ou hématopoïétique ; Or il se trouve que les formations décrites par l'auteur précité paraissent correspondre, chez les Cymothoïdae et dans le cas des amas thoraciques, aux formations manifestant un rôle androgène.

Quoiqu'il en soit, si un deuxième rôle est dévolu aux amas glandulaires androgènes des Cymothoïdae, ce dernier doit être commun aux deux phases sexuelles. Ainsi, un tel état de fait rendrait compte de la dégénérescence incomplète des "glandes androgènes" de ces parasites, la deuxième fonction persistant seule intacte chez les individus en phase sexuelle femelle, alors que la fonction androgène regresse plus ou moins précocement.

Il est d'ailleurs probable que les amas androgènes des Cymothoïdae résultent de l'association de deux formations qui procèdent d'origines distinctes : l'une, qui dégènerait seule, et plus ou moins rapidement suivant les espèces, correspond assurément à un territoire androgène ; d'ailleurs, il semble tirer son origine de l'ébauche gonadique. L'autre territoire aurait un autre rôle et il provient d'une ébauche mesodermique indépendante des gonades.

A ce point de vue, les résultats que nous avons obtenus chez les Cymothoïdae sont encore renforcés par d'autres résultats sensiblement homologues obtenus chez certains Isopodes marins Gonochoriques.

Ces quelques recherches sur les Cymothoïdae entraînent les remarques suivantes :

- Les deux caractéristiques de la famille, parasitisme et hermaphroditisme protérandrique, ne peuvent pas être dissociées ; c'est leurs études conjointes qui seules permettront de mieux comprendre le comportement physiologique de ces animaux.

- Néanmoins, ces deux aspects de leur Biologie permettent d'envisager des voies de recherches bien distinctes :

. Le déterminisme de leur changement de sexe.

En effet, les cycles de développement et les modalités de l'inversion sexuelle seront toujours influencés par les caractéristiques bioclimiques principales des diverses espèces. Mais il ne peut s'agir que d'une influence indirecte, la liaison étant alors réalisée par la voie neurohormonale.

. Les raisons profondes de leur spécificité ou non spécificité parasitaire qui nous échappent totalement.

Cette spécificité ou absence de spécificité sont indépendantes de la place systématique et écologique des espèces envisagées ; Ainsi, dans la catégorie des Cymothoadiens "buccaux", on pourra remarquer que certaines espèces présentent une spécificité parasitaire très étroite, alors qu'elle est très large chez d'autres parasites de la même catégorie écologique. Pour expliquer de telles divergences, une étude de la physio-écologie des hôtes serait certainement nécessaire.

Malgré ces modifications parasitaires et leur hermaphroditisme protérandrique, les Cymothoïdae ont gardé les caractères généraux des Isopodes, contrairement aux Epicarides dont l'anatomie peut perdre toute ressemblance avec celle des Arthropodes. De ce fait, leur étude peut contribuer à la connaissance générale de l'ordre des Isopodes.

O U V R A G E S C I T E S

=====

-Cette liste comprend essentiellement les travaux cités dans le texte.

AOTO, T. et H. NISHIDA, 1956.- Effect of removal of the eyestalks on the growth and maturation of the ovocytes in a hermaphrodite prawn Pandalus kessleri.
J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. : 412-424.

ARTEDI, P., 1738.- Genera Piscium.
Ichthyologia, pars 3 : 409-500 (203-294, rééd. Weinheim, S. Cramer ed., 1962).

AUDOUIN, J., 1962.- Hydrologie de l'Etang de Thau.
Revue Trav. Inst. (Scient. tech.) Pêch. marit., 26, 1 : 112 pages.

BAER, J.G., 1946.- Le parasitisme.
Lausanne - Paris : 7-232, 138 Fig., 5 hors-texte.

BAER, J.G., 1951.- Ecology of animal parasite.
University of Illinois Press, Urbana : 1-224.

BALCELLS, E.R., 1953.- Sur des Isopodes parasites de poissons.
Vie Milieu, IV, 3 : 550.

BALESDENT-MARQUET, M.L., 1958.- Présence d'une glande androgène chez le Crustacé Isopode Asellus aquaticus (L.).
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 247 : 534-536.

BALESDENT-MARQUET, M.L., 1960.- Disposition, structure et mode d'action de la glande androgène d'Asellus aquaticus (Crustacé, Isopode).
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 251 : 803-805.

BALESDENT-MARQUET, M.L., 1964.- Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'Asellus aquaticus Linné (Crustacé, Isopode).
Thèse, Nancy : 231 pages.

BALESDENT-MARQUET, M.L. et A. VEILLET, 1958.- Note sur la glande androgène de quelques Orchestia hermaphrodites.
Bull. Séanc. Soc. Sci. Nancy, 17, n° 6 : 28-30.

- BECKER, F.D. et M.E. MANN, 1938.- The reproductive system of the male Isopod, Porcellio scaber Latreille.
Trans. Am. microsc. Soc., 57 : 395-399.
- BERNECKER, A., 1909.- Zur Histologie der respirations organe bei Crustaceen.
Zool. Jb., XXVII : 583-630, taf. 37-40, 1 Figure Texte.
- BERREUR-BONNENFANT, J., 1962.- Glande androgène et différenciations sexuelles mâle et femelle chez le Crustacé Isopode, Meinertia oestroides.
Bull. Soc. Zool. Fr., 87, 2-3 : 253-259.
- BERTIN, L., 1958.- Agnathes et Poissons.
In traité de Zoologie publié sous la direction de P.P. GRASSE, 13 (3) : 2398-2400.
- BERTIN, L. et C. ARAMBOURG, 1958.- Histoire de la classification ichthyologique.
In traité de Zoologie publié sous la direction de P.P. GRASSE, 13, 3 : 1965-1983, Figures 1377-1381.
- BERTIN, L. et C. ARAMBOURG, 1958.- Super-ordre des teleosteens.
In traité de Zoologie publié sous la direction de P.P. GRASSE, 13, 3 : 2204-2500, Figures 1561-1788.
- BONNENFANT, J., 1961.- La glande androgène de deux Isopodes : Paragnathia formica et Meinertia oestroides.
C.R. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris, 252 : 1518-1520.
- BORCEA, I., 1933.- Livoneca pontica nov. sp. Cymothoïdae parasite des Aloses et Sardines de la Mer Noire.
Annls. Scient. Univ. Jassy, XVII : 481-502.
- BOVET, J., 1967.- Contribution à la morphologie et à la biologie de Diplozoon paradoxum V. Nordmann, 1832.
Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat., 90 : 64-159.
- BOWMAN, T.E., 1960.- Description and notes on the biology of Lironeca puhi n. sp. (Isopoda, Cymothoïdae), parasite of the Hawaiian Moray Eel, Gymnothorax eurostus (Abbott).
Crustaceana, 1, 2 : 84-91.

- BRIAN, A., 1912.- Di un Isopodo parassita dei pesci (Livoneca sinuata Koelbel).
Riv. mens. Pesca Idrobiol., VII : 97-99.
- BRIAN, A., 1921.- A proposito di un Isopodo parassita sull' Atherina mochon Cuv. e Val.
Monitore Zool. Ital., XXXII : 20-24.
- BRIAN, A. et E. DARTFVELLE, 1949.- Contribution à l'étude des Isopodes marins et fluviatiles du Congo Belge.
Annls. Mus. r. Congo Belge Sér. 8vo, C. Zoologie, serie III. III, 1, Fasc. 2 : 77-208.
- BRUNEL-GRASSET, M., 1959.- Contribution à l'étude de la faune du Bassin de Thau : "La crique de l'Angle".
Dipl. Et. Sup. Montpellier : 1-99, pl. 1-16.
- BRUNTZ, L., 1907.- Etudes sur les organes lymphoïdes, phagocytaires et excréteurs des Crustacés supérieurs.
Archs. Zool. exp. gén., IV^e Série, VII : 1-67, Pl. I-V.
- BULLAR, J.F., 1876.- The generative organs of the parasitic Isopoda.
Anat. Physiol., Lond., XI : 118-128.
- BULLAR, J.F., 1877.- Hermaphroditism among the parasitic Isopoda.
Ann. Mag. Nat. Hist., XIX : 254-256.
- BULLAR, J.F., 1878.- On the development of the parasitic Isopoda.
Phil. Trans. R. Soc., CLXIX : 505-521.
- CALLAN, H.G., 1957.- The Lampbrush chromosomes of Sepia officinalis L., Anilocra physodes L. and Scyllium catulus Cuv. and their structural relationship to the Lampbrush chromosomes of Amphibia.
Pubbl. Staz. Zool. Napoli, XXIX : 329-346.
- CARL, J., 1908.- Monographie der Schweizerischen Isopoden.
Neue Denkschr. Schweiz. naturf. Ges., XLII : 107-242, taf. I-VI.

- CARLISLE, D.B., 1953.- Studies on Lysmata secticaudata Risso (Crustacea, Decapoda). V. The ovarian inhibiting hormone and the hormonal inhibition of sex-reversal.
Pubbl. Staz. Zool. Napoli, XXIV : 355-372.
- CARLISLE, D.B., 1954.- Studies on Lysmata seticaudata Risso (Crustacea, Decapoda). VIII. The lack of the influence of eyestalk ablation and of injection of eyestalk extracts on testicular weight and degree of development of the male genital ducts.
Pubbl. Staz. Zool. Napoli, XXV : 242-245.
- CARLISLE, D.B., 1959.- On the sexual biology of Pandalus borealis (Crustacea, Decapoda). II. The termination of male phase.
J. mar. biol. Ass. U.K., 38 : 481-491.
- CARLISLE, D.B., 1959.- On the sexual biology of Pandalus borealis (Crustacea, Decapoda). III. The initiation of the female phase.
J. mar. biol. Ass. U.K., 38 : 493-506.
- CARUS, J.V., 1885.- Prodrömus faunae Mediterraneae.
Schweizerbart, Stuttgart, I, 1-11 : 1-525.
- CAULLERY, M., 1950.- Le parasitisme et la symbiose.
Doin et Cie, Paris : 358 p., 80 Fig.
- CAULLERY, M. et F. MESNIL, 1899.- Sur la morphologie et l'évolution sexuelle d'un Epicaride parasite des Balanes (Hemioniscus balani Buchholz).
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 129 : 770-773.
- CAULLERY, M. et F. MESNIL, 1901.- Recherches sur l'Hemioniscus balani Buchholz, Epicaride parasite des Balanes.
Bull. biol. Fr. Belg., 34 : 316-362.
- CHABAUD, A.G., 1957.- In: Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés.
Neuchâtel, Imp. P. Attinger : 317 p.
- CHAMBERS, E.G., 1948.- Calcul statistique pour débutants.
Paris, Gauthier-Villars.

- CHANDY, M., 1939.- The histology and physiology of the intestine and hepatopancreas of two Isopods, Ligia exotica and Armadillo elevatus.
J. Asiat. Soc. Beng. (Science), 4 : 1-16.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1954.- Découverte chez un Crustacé Amphipode (Orchestia gammarella) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles.
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 239 : 780-782.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1955.- Le déterminisme hormonal des caractères sexuels d'Orchestia gammarella (Crustacé, Amphipode).
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 240 : 1487-1489.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1957.- Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'Orchestia gammarella, Crustacé, Amphipode.
Annls. Sci. nat. Zoologie, 19 : 411-559.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1958.- Contrôle hormonal de la différenciation du sexe et de la reproduction chez les Crustacés supérieurs.
Bull. Soc. Zool. Fr., 83, 4 : 314-336.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1958.- La glande androgène de quelques Crustacés Décapodes et particulièrement de Lysmata seticaudata, espèce à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel.
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 246 : 2184-2187.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1959.- Masculinisation des femelles de la crevette à hermaphrodisme protérandrique Lysmata seticaudata, par greffe de glandes androgènes. Interprétation de l'hermaphrodisme chez les Décapodes. Note préliminaire.
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 249 : 1580-1582.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1959.- 1°) Cellules germinales aberrantes dans la gonade hermaphrodite des mâles d'Orchestia mediterranea (Crustacea, Amphipode). 2°) Disparition de la glande androgène chez Lysmata seticaudata, crevette à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel.
Bull. Soc. Zool. Fr., 84 : 160-161.

- CHARNIAUX-COTTON, H., 1960.- Physiologie de l'inversion sexuelle chez la crevette à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel, Lysmata seticaudata.
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 250 : 4046-4048.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1961.- Physiologie de la gonade^d Lysmata seticaudata (Crevette à hermaphrodisme protérandrique) chez les individus normaux et les femelles masculinisées.
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 252 : 199-201.
- CHARNIAUX-COTTON, H., ZERBIB, C. et J.J. MEUSY, 1966.- Monographie de la glande androgène des Crustacés supérieurs.
Crustaceana, 10, part 2 : 113-136, 5 Pl.
- CLAUS, C., 1887.- Apseudes Latreillii Edw. und die Tanaiden.
Arb. Zool. Inst. Univ. Wien., VII : 7-82, Taf. I-VII.
- CORNUBERT, G., DEMEUSY, N. et A. VEILLET, 1952.- Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement des caractères sexuels externes des Décapodes Brachyours, Carcinus moenas Pennant et Pachygrapsus marmoratus Fabricius.
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 234 : 1405-1407.
- CORNUBERT, G., DEMEUSY, N. et A. VEILLET, 1953.- Hypothèses sur l'influence des pédoncules oculaires sur le déterminisme des caractères sexuels externes des Crustacés Décapodes.
C.R. Séanc. Soc. Biol., 147 : 1264-1265.
- COSTA, A., 1851.- Catalogo di crostacei Italiani e di molti altri del Mediterraneo.
Napoli : 48.
- CUENOT, L., 1895.- Etudes physiologiques sur les Crustacés Décapodes.
Archs. Biol., XIII : 245-303, Pl. XI-XIII.
- CUVIER, G., et M. VALENCIENNES, 1830.- Histoire naturelle des poissons.
6 : 347-352.
- D'ANCONA, U., 1949.- Osservazioni sull'organizzazione della gonade ermafrodita de alcuni serranidi.
Nova Thalassia, 1, n° 5 : 1-16, Fig. 1-2 + 1-6.

- DE LUCA, V. et L. PATANE , 1961.- Uteriori dati sul determinismo dei caratteri sessuali secondari negli Isopodi Oniscoïdei (Porcellio laevis Latreille).
Atti Accad. gioenia Sci. nat., XIII, 2.
- DEMEUSY, N., 1960.- Différenciation des voies génitales mâles du Crabe Carcinus moenas L. . Rôle des pédoncules oculaires.
Cah. Biol. mar., 1 : 259-278.
- DE SCALZI, G., 1941.- Intorno ad un Isopode Cymothoïdae parassita dello Smaris vulgaris.
Boll. Pesca. Piscic. Idrobiol., XIII : 423-428.
- DIEUZEIDE, R., NOVELLA, M. et J. ROLLAND, 1952.- Catalogue des poissons des côtes Algériennes. I : squales, Raies, chimères.
Bull. Stn. Agric. Pêche Castiglione , n.s. 4 : 9-135, 73 fig.
- DIEUZEIDE, R., NOVELLA, M. et J. ROLLAND, 1953.- Catalogue des poissons des côtes Algériennes. II : Ostéoptérygiens.
Bull. Stn. Agric. Pêche Castiglione , n.s. 5 : 11-258, 135 fig.
- DIEUZEIDE, R., NOVELLA, M. et J. ROLLAND, 1954.- Catalogue des poissons des côtes Algériennes . III : Ostéoptérygiens (suite et fin).
Bull. Stn. Agric. Pêche Castiglione , n.s. 6 : 11-384, 200 fig., 2 planches.
- DIEUZEIDE, R. et J. ROLLAND, 1956.- Complément au catalogue des Poissons des côtes Algériennes.
Bull. Stn. Agric. Pêche Castiglione , n.s. 8 : 83-106, 8 fig.
- DIEUZEIDE, R., 1958 - 1959.- Troisième complément au catalogue des Poissons des côtes Algériennes.
Bull. Stn. Agric. Pêche Castiglione , n.s. 10 : 23-59, 13 fig.
- DOLLFUS, R. Ph., 1922.- Cyclobothrium Charcoti n.sp., trematode ectoparasite sur Meinertia oestroïdes (Risso). Parasites recueillis pendant la croisière océanographique du "Pourquoi Pas" sous le commandement du Docteur J.B. CHARCOT en 1914 (1^{ère} note).
Bull. soc. zool. Fr., 47 : 287-296, 3fig.
- DOLLFUS, R. Ph., 1922.- Complément à la description de Cyclobothrium charcoti mihi.
Bull. soc. zool. Fr., 47 : 348-352, 4 fig.

- DOLLFUS, R. Ph., 1950.- Nouveau Cymothoadien, Iduza Dieuzeidei n. Sp., dans la cavité branchiale de Symphurus nigrescens Rafinesque 1810. (Poisson, Pleuronectiforme).
Bull. Stn. Agric. Pêche Castiglione , n. s. n° 2 : 121-129.
- DUDICH, E., 1931.- Systematische und biologische untersuchungen über die Kalkeinlagerungen des Crustazeen panzers in polarisierten licht.
Zoologica , Stuttg., XXX : 80.
- DUVEAU, J., 1957.- Données histologiques sur la glande androgène de Nebalia Geoffroyi.
Archs. Anat. microsc. Morph. exp., 46 : 199-209.
- DUVERNOY et LEREBoullet , 1841.- Essai d'une monographie des organes de la respiration de l'ordre des Crustacés Isopodes.
Annls sci. nat., (2), XV, zool. : 177-240 ; 6 pl.
- EUZET, L., 1950.- Contribution à l'étude de la faune du Bassin de Thau : L'Etang des Eaux Blanches.
Dipl. Et. sup. Montpellier : 1-76, fig. 1-2.
- EUZET, L. et J.P. TRILLES, 1961.- Sur l'anatomie et la biologie de Cycloco-tyla bellones (Otto, 1821) (Monogenea, Polyopisthocotylea).
Revue suisse Zool., 68, 2 (n° 16) : 182-193.
- FAIN - MAUREL, M-A., 1966.- Contribution à l'Histologie et à la caryologie de quelques Isopodes. Spermiogenèse et infrastructure du spermatozoïde des Oniscidés et des Cymothoïdés.
Thèse Doct., Paris . Annls Sci. nat., (12), VIII, zool : 1-187 , pl. I-X.
- FATEMI, M., 1938.- Les variations saisonnières du Plancton de l'Etang de Thau à l'embouchure du Canal de sète.
Thèse Doct, Montpellier : 97 p.
- FOWLER, H.W., 1936.- The marine fishes of West- Africa based on the collection of the American Muséum Congo Expedition 1909-1915.
Bull. Am. Mus. nat. Hist., 70, part. 2 : 607-1493, fig. 276-567.
- GALATI - MOSELLA, R., 1920.- Sulla Livoneca sinuata Koelbel, parassita di Cepola rubescens edi Atherina mochon.
Monitore zool. Ital., XXXI : 1-10.

- GALLIEN, L., 1961.- Le Parasitisme.
Presses Universitaires de France, 3^{ème} Edition : 5-127.
- GIARD, A., 1911-1913.- Oeuvres diverses.
2 vol. Paris.
- GIARD, A., 1886.- De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels de leurs hôtes.
C.R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 103, 1 : 84-86.
- GILSON, G., 1884.- Etude comparée de la spermatogenèse chez les Arthropodes
Cellule, 1 : 16-188.
- GILSON, G., 1886.- Etude comparée de la spermatogenèse chez les Arthropodes.
Seconde partie. Crustacés, Chilognathes, Scolopendrides.
Cellule, 2 : 191-347.
- GOODRICH, A.L., 1939.- The origin and fate of the endoderm elements in the embryogeny of Porcellio laevis Latr. and Armadillidium nasatum B . L . (Isopoda).
J. Morph., 64 : 401-429.
- GOURRET, P., 1891.- Les Lemodipodes et les Isopodes du Golfe de Marseille.
Annls Mus. Hist. nat., Marseille, zool, IV, mém. 1 : 1-44,
11 pl.
- GOURRET, P., 1892.- Notes zoologiques sur l'Etang des Eaux-Blanches (Cette).
Annls Mus. Hist. nat., Marseille, zool., IV, mém. 2 : 3-26.
- GOURRET, P., 1896.- L'Etang de Thau.
Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier, n.s. n° 5 : 1-55.
- GRAF, F., 1958.- Développement post-Embryonnaire des gonades et des glandes androgènes d'Orchestia cavimana Heller, Crustacé Amphipode.
Bull. Séanc. Soc. Sci. Nancy, 17 : 223-261.
- GRAVIER, 1931.- Annls. sci. nat. Zoologie, 10^{ème} Série, 14 : 303-420.
In. Husson, R et J. Daum, 1954.
(Cet ouvrage n'a pas pu être consulté).

.../...

- GUIEYSSE, A., 1907.- Etude des organes digestifs chez les Crustacés.
Archs. Anat. microsc., IX : 343-494, pl. XII - XIV, 29 fig. texte.
- GUNTHER, A., 1859.- Catalogue of the Acanthopterygian fishes of the collection of the British Museum . I.
Londres : 1-524, pl. I - XXXII.
- HARANT, H., QUEZEL, P., RIOUX, J. et P. VERDIER, 1951.- Biocénose et parasitologie médicale . Note préliminaire.
C. R. Somm. Séanc. Soc. Biogéogr., 244-45 : I-IV.
- HUET, E.L.L., 1883.- Nouvelles recherches sur les Crustacés Isopodes.
J. Anat. Physiol., Lond., XIX : 1-142, Pl. I-IV.
- HUSSON, R. et J. DAUM, 1954.- Sur le dimorphisme sexuel des maxillipèdes de Caecosphaeroma burgundum Dollf. et sa signification physiologique.
C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 238 : 2121-2123.
- IDE, M., 1892.- Le tube digestif des Edriophthalmes. Etude anatomique et histologique.
Cellule, VIII : 97-204, 7 pl.
- JANCKE, 1926.- Arch. Hydrobiol., 17 : 678-698. In Husson, R. et J. Daum, 1954.
(Cet ouvrage n'a pas pu être consulté.)
- JOHNSON, G., 1961.- Contribution à l'étude de la détermination du sexe chez les Oniscoïdes : phénomènes d'hermaphrodisme et monogénie.
Bull. Biol. Fr. Belg., XCV, 2ème trimestre, 2 : 177-267, IV pl.
- JUCHAULT, P., 1966.- Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes.
Thèse Doct., Poitiers : 5-111, XI pl., XX tabl.
- JUCHAULT, P. et J.-J. LEGRAND, 1965.- Contribution à l'étude des systèmes de neurosécrétion d'Anilocra physodes L. (Crustacé, Isopode, Cymothoïdae).
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 260 : 1491-94.
- JUCHAULT, P. et J.-J. LEGRAND, 1965.- Contribution à l'étude expérimentale de l'intervention de neurohormones dans le changement de sexe d'Anilocra physodes (Crustacé, Isopode, Cymothoïdae).
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 260 : 1783-86.
- KATAKURA, Y., 1959.- Masculinization through implanting testes into the female Armadillidium vulgare, an Isopod Crustacean.
Proc. Japan. Acad., 35, n° 2.
- KIMUS, J., 1897.- Recherches sur les branchies des Crustacés.
Cellule, XV : 295-404, pl. I-VIII.

- KING, D.S., 1964.- Fine structure of the androgenic gland of the crab, Pachygrapsus crassipes.
Gen. Comp. Endocrinol., U.S.A., 4, n° 5 : 533-44.
- KINOSHITA, Y., 1939.- Studies on the sexuality of the genus Sparus.
J. Sci. Hiroshima Univ., Zool., 7 : 25-37.
- KOSSMANN, R., 1884.- Neuere über Cryptonisciden.
Sber. preuss. Akad. Wiss., 22 : 1-27.
- LAGARRIGUE, J.G. et J.P. TRILLES, sous presse.- Nouvelles recherches écologiques sur les Isopodes Cymothoïdæ. I) Etude quantitative et qualitative de la cuticule.
Vie Milieu.
- LANOTTE, M., 1957.- Initiation aux méthodes statistiques en biologie.
Masson et C^{le}, Paris : 1-144.
- LEGRAND, J.-J., 1950.- Etapes de la croissance chez l'hermaphrodite protérandrique Anilocra physodes L. (Crustacé, Isopode, Cymothoïdé).
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 231 : 668-70.
- LEGRAND, J.-J., 1950.- Etude expérimentale des facteurs du changement de sexe chez Anilocra physodes (Crustacé, Isopode, Cymothoïdé).
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 231 : 717-719.
- LEGRAND, J.-J., 1952.- Contribution à l'étude expérimentale et statistique de la biologie d'Anilocra physodes L.
Archs. Zool. exp. gén., 89 : 1-56.
- LEGRAND, J.-J., 1955.- Rôle endocrinien du tissu nourricier dans le testicule des Crustacés Isopodes terrestres.
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 240 : 120-122.
- LEGRAND, J.-J., et P. JUCHAULT, 1960.- Mise en évidence anatomique et expérimentale des glandes androgènes de Sphaeroma serratum (Isopode, Flabellifère).
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 250 : 3401-3402.
- LEGRAND, J.-J. et P. JUCHAULT, 1961.- Etude expérimentale des facteurs de l'inversion sexuelle chez Anilocra physodes L. Premiers résultats.
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 253 : 1275-1277.

- LEGRAND, J.-J. et P. JUCHAULT, 1962.- Contribution à l'étude expérimentale du rôle de la glande androgène au cours de l'évolution sexuelle chez Anilocra physodes L.
C.R. Congr. Socs. Sav. Paris, sect. Sci., 87 ème Congrès : 1153-1157.
- LEGRAND, J.-J. et A. VANDEL, 1948.- Le développement post-embryonnaire de la gonade chez les Isopodes terrestres normaux et intersexués. Evolution morphologique de la gonade.
Bull. biol. Fr. Belg., LXXXII : 79-95.
- LEGRAND, J.-J., JOHNSON, G. et P. JUCHAULT, 1966.- Hermaphroditisme protérandrique puis simultanée des Oniscoïdes Rhyscotidae.
In, Juchault, P., 1966., Thèse Doct., Poitiers.
- LEICHMANN, G., 1890.- Ueber Eiablage und Befruchtung bei Asellus aquaticus.
Zool. Anz., 13 : 715-716.
- LEICHMANN, G., 1891.- Ueber die Brutpflege bei den Isopoden. Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doctorwürde des philosophischen. Facultät des Albertus Universität zu Königsberg.
- LEICHMANN, G., 1891.- Beiträge zur naturgeschichte der Isopoden.
Biblthca. zool. III, Cassel, 10 : 44 p.
- LEREBoullet, A., 1843.- Mémoire sur la Ligidie de Persoon (Ligidium Persooni Brandt).
Annls. Sci. nat., (2), XX, zool. : 103-142.
- LEREBoullet, A., 1853.- Memoire sur les Crustacés de la famille des Clopor-tidés qui habitent les environs de Strasbourg.
Mém. Soc. Mus. Hist. nat., Strasbourg, 4 : 1-130.
- L'HERITIER, Ph., 1949.- Les méthodes statistiques dans l'expérimentation biologique.
Centre National de la Recherche Scientifique, Paris : 1-93.
- LISON, L., 1958.- Statistique appliquée à la biologie expérimentale.
Gauthier-villars, Paris : 346 pages.
- MAERCKS, H.H., 1930.- Sexual biologische Studien an Asellus aquaticus.
Zool. Jb., Abt. zool. Physiol., 48 : 399-508.

- MARTIN, JOANNY, 1893-1894.^{Ve} Les Trachées et la respiration trachéenne.
Bull. Soc. philmath. Paris, 8^{ème} série, VI, C.R. Somm. des
séances, n° 5, séance du 24 dec. 1893 : 3.
- MATHIAS, P., 1932.- Sur les poissons de l'Etang de Thau.
Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 2^{ème} serie, 4, 5 : 501-509.
- MATHIAS, P., 1954.- L'Etang de Thau.
Rapp. p.-v. Réun. Commn.int. Explor. Scient. Mer Méditerr., 12 :
166-176.
- MATHIAS, P. et P. TCHERNIAKOVSKY, 1932.- Etude sur l'Etang de Thau.
Bull. Soc. cent. Aquic. Pêche, 34, 10-12 : 97-114, fig.1.
- MAYER, P., 1878-1879.- Carcinologische Mitteilungen. VI. Ueber den Herma-
phroditismus bei einigen Isopoden.
Mitt. Zool. Stn. Neapel, Bd. 1 : 165-179.
- MILNE EDWARDS, A. et E.L. BOUVIER, 1902.- Reports on the results of dred-
ging under the supervision of Alexander Agassiz in the gulf of
Mexico (1877-1878), in the Caribbean Sea (1878-1879), and along
the Atlantic Coast of the United states (1880) by the U.S. Coast
survey Steamer Blake, Lieut. Commander C.D. SIGSBEE, U.S. Navy
and commander J.R. BARTLETT, U.S. Navy, commanding. XL. Les
Bathynomes.
Mem. Mus. Comp. Zool. Harv., XXVII, n° 2 : 129-175, pl. I-VIII.
- MONOD, TH., 1923.- Notes carcinologiques.
Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 427 : 15-22.
- MONOD, Th., 1924.- Isopoda, in : Parasitologia Mauritanica.
Bull. Com. Etud. hist. Scient. Afr. occid. fr. n° juillet-Sep-
tembre, Fasc. I,II, Isopoda : 67-84.
- MONOD, Th., 1931.- Sur quelques Crustacés aquatiques d'Afrique (Cameroun et
Congo).
Revue Zool. Bot. afr., 21 : 1-36.
- MONTALENTI, G., 1941.- Studi sull' ermafroditismo dei Cimotoidi. I. Emetha
Audouinii (Milne Edwards) et Anilocra physodes (L.).
Pubbl. Staz. Zool. Napoli, XVIII : 338-394.

.../...

- MONTALENTI, G., 1948.- Note sulla sistematica et la biologia di alcuni Cimatoidi del golfo de Napoli.
Archo. oceanogr. Limnol. Venezia, 5 : 25-81, 8 Pl.
- MONTEFOSCHI, S., 1951.- Ricerche sulla funzione delle cellula follicolari e sulla sua relazione con la spermatogenesi in Anilocra.
Caryologia, 4, 1 : 25-43.
- MONTEFOSCHI, S., 1952.- Metabolismo degli acidi nucleinici nell' ovogenesi di Anilocra physodes (Crust. Isop.).
Caryologia, 4 : 145-172.
- MOREAU, E., 1881.- Histoire naturelle des Poissons de la France.
1 : I-VII + 1-482, fig. 1-82 ; 2 : 1-572, fig. 83-145 ; 3 : 1-697, fig. 146-220.
- MOSELEY, N.H., 1877.- Hermaphroditism in parasitic Isopoda. Further remarks on mr. BULLAR'S papers on the above subject.
Ann. Mag. nat. Hist., 19 : 310-311.
- MURLIN, J.R., 1902.- Absorption and secretion in the digestive system of the Lands Isopods.
Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 54 : 284-359.
- MURRICH Mc, J.P., 1898.- The epithelium of the so called Midgut of terrestrial Isopods.
J. Morph., 44 : 83-104, Pl. IX.
- NAISSE, J., 1963.- Determination sexuelle chez Lampyris noctiluca (Insecte, Coléoptère, Malacoderme).
C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 256 : 799-800.
- NAISSE, J., 1964.- La différenciation sexuelle chez les Insectes étudiée sur Lapyris noctiluca (coleoptère, Malacoderme, Lampyridae).
Thèse Doct.
Archs. Biol., Paris, 1966, 77 : 139-201.
- NICHOLS, M.L., 1901-1902.- The spermatogenesis of Oniscus asellus Linn. with especial reference to the history of the chromatin.
Proc. Am. phil. Soc., 40-41 : 77-112.

- NICHOLS, M.L., 1909.- Comparative studies in Crustacean spermatogenesis.
J. morph., 20 : 461-478.
- NICHOLLS, A.G., 1931.- Studies on Ligia oceanica. Part II. The processus of feeding. Digestion and absorption with a description of the foregut.
J. Mar. biol. Ass. U.K., 18 : 675-707.
- NUSBAUM-HILAROWICZ, J., 1917.- Studien ueber die Physiologie der verdauung bei den Landasseln . (Isopoda).
Biol. Zbl., 37 : 49-55.
- NUSBAUM-HILAROWICZ, J., 1921.- Zur histologie und physiologie der verdauungsorgane der landasseln, zugleich ein beitrage zur kenntnis der resorptions - vorgänge im Tierreich.
Bull. int. Acad. pol. Sci. Lett., cl. Sc. Math. Natur., Ser. B Sc. Nat., Nos 1-10 B : 67-117, pl. 2-3.
- PALOMBI, A., 1943.- Notizie elmintologiche. VII. Contributo per una migliore conoscenza di alcune specie Italiane della famiglia Diclidophoridae.
Annuaire. R. Mus. zool. R. Univ. Napoli, 7, (18) : 1-8, 3 figs.
- PASQUALI, A., 1941.- Contributo allo studio dell'ermafroditismo e del differenziamento della gonade nell' Orata (Sparus auratus).
Pubbl. Staz. Zool. Napoli, XVIII : 282-312.
- PATANE, L., 1936.- Prime ricerche sulla struttura degli oostegiti di Porcellio laevis (Latreille).
Boll. Zool., 7 : 161-165.
- PAVLOVSKI, E.N., 1937.- Biocenological Studies as applied to parasitological problems.
Izv. Akad. Nauk. S.S.S.R., Sci. Biol., : 1385-1422 (En Russe, Résumé Anglais).
- PAVLOVSKI, E.N., 1948.- Biocénétique et Parasitologie.
Zool. Zh., 27 : 97-112 (En Russe).
- PEPE, P. et M. TISSERAND-PERRIER, 1962.- Méthodes statistiques dans les Sciences humaines.
Masson et Cie, Librairies de l'Académie de Médecine, Paris : 1-348.

- PEREZ, J., 1879.- Effet du parasitisme de Stylops sur les Apiaires du genre Andrena.
P.-v. Séanc. Soc. sci. phys. nat. Bordeaux, série 2, III.
- PEREZ, Ch., 1900.- Sur un Epicaride nouveau, Crinoniscus equitans.
Bull. scient. Fr. Belg., 33 : 483-92.
- PFLUGFELDER, O., 1955.- Abwehrreaktionen von Crenilabrus cinereus V. CRS bei Befall Durch Anilocra mediterranea Leach.
Z. Parasitkde, 17 : 122-130.
- QUATREFAGES (de) , A.- 1854.- Souvenirs d'un Naturaliste.
Paris, II : 330 et 528.
- QUIGNARD, J.-P., 1966.- Recherches sur les Labridae (Poissons, Téléostéens, Perciformes) des côtes Européennes. Systématique et Biologie.
Naturalia Monspel., ser. zool., V : 11-247.
- QUIGNARD, J.-P., RAIBAUT, A. et J.-P. TRILLES, 1962.- Contribution à la faune Ichthyologique sétoise.
Naturalia Monspel., ser. zool., III : 61-85.
- RAABE, Z., 1949.- Remarks on protozoan parasitocenose of some representatives of the genus Mytilus.
Act. Univ. Mars. Car. sklod, c : 1-16.
- RAABE, Z., 1950.- The role and tasks of parasitology in Biocenotic investigations.
Proc. 2. meet. Pol. Parasit. soc. Pulawy : 31-38 (en Polonais).
- RACOVITZA, G.E., 1919.- Notes sur les Isopodes 1 et 2.
Archs. zool. exp. gén., 58 : 31-43.
- RACOVITZA, G.E., 1919.- Notes sur les Isopodes 6 et 7.
Archs. zool. exp. gén., 58 : 79-115.
- RADU, V., 1930.- Spermatogenèse chez Armadillidium opacum.
C. r. séanc. Soc. Biol., 105 : 77-78.

- RADU, V., 1930.- Structure histologique et Cytologique du canal déférent chez Armadillidium vulgare Latr.
Archs. zool. exp. gén., 70 : 1-14.
- REGAN, C.T., 1913.- The Antarctic fishes of the Scottish. Nat. Antarctic Exp.
Trans.R.Soc.Edimb., 49(2) : 292-299, fig.1-6.
- REGAN, C.T., 1913.- The classification of the Percoïd Fishes.
Ann. mag. nat. Hist., 8 ème Série, 12 : 124.
- REINDENBACH, J.M., 1965.- Remarques sur la formation du marsupium et sur l'évolution d'un caractère neutre chez Idotea balthica (Pallas), (Crustacé, Isopode).
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 261 : 555-556.
- REINDENBACH, J.M., 1965.- Effets de l'ablation du complexe neuro-sécréteur céphalique chez les femelles du Crustacé Isopode marin Idotea balthica basteri Audouin . Premiers résultats.
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 261 : 4237-4239.
- REINDENBACH, J.M., 1966.- Mise en évidence d'une intervention du complexe neuro-sécréteur céphalique dans la physiologie sexuelle mâle chez le Crustacé Isopode marin Idotea balthica basteri Audouin.
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 262 : 682-684.
- REINDENBACH, J.M., 1967.- Demonstration expérimentale de la neutralité des caractères sexuels externes de la femelle chez le Crustacé Isopode Idotea balthica basteri Audouin.
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 265 : 1321-1323.
- REMY, P., 1925.- Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés.
Thèse Doct. Nancy : 1-219, pl. VIII.
- REMY, C. et A. VEILLET, 1961.- Evolution de la glande androgène chez l'Isopode Anilocra physodes L.
Bull. Séanc. Soc. Sci. Nancy, Mars : 53-80.
- RICHARDSON, H., 1901.- Key to the Isopods of the Atlantic Coast of North America, with description of new and little known species.
Proc. U.S. natn. Mus., XXIII : 493-579.

- RICHARDSON, H., 1905.- Monograph on the Isopods of North America.
Bull. U.S. natn. Mus., 54 : 727 p. + LIII.
- ROCHE, A., 1953.- Contribution à l'étude histophysiologique de l'appareil digestif chez Asellus aquaticus.
Annls. Sci. nat., Zool. Biol. An., 15 : 347-359.
- ROSENSTAEDT, B., 1888.- Beiträge zur Kenntnis der organisation von Asellus aquaticus und verwandter Isopoden.
Biol. Zbl., 8 : 452-462.
- SARS, G.O., 1867.- Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège.
1er livre. Les Malacostracés.
Christiana.
- SCHIOEDTE, J.C. et Fr. MEINERT, 1879-1884.- Symbolae ad Monographiam Cymothoarum Crustacearum Isopodum familiae.
Natuur., Tidsskr., série III, XII (1879) : 321-414 ; XIII (1880) : 1-166 ; Ibid. (1883) : 281-378 ; XIV (1884) : 221-454.
- SCHWARTZ, D., 1963.- Méthodes statistiques à l'usage des Médecins et des Biologistes.
Editions médicales Flammarion, Paris : 5-280.
- SHIMOIZUMI, M., 1961.- Studies on the sexuality of the land. Isopod Metoponorthus pruinus. VII. Masculinisation of the females through the implantation of androgenous gland.
J. Gakugei Tokushima Univ., (Nat. Sci.), 11 : 1-9.
- SUDRY, L., 1908.- Sur un genre particulier de fond marin dans l'Etang de Thau.
Bull. Inst. Océanogr. Monaco., 130 : 7p.
- SUDRY, L., 1910.- L'Etang de Thau. Essai de Monographie océanographique.
Annls. Inst. océanogr. Monaco., 1 (10) : 210 p., 1 carte, 11 fig.
- SZIDAT, LOTHAR, 1966-1965.- Untersuchungen über den Entwicklungszyklus von Meinertia gaudichaudii (Milne Edwards, 1840) Stebbing, 1886 (Isopoda, Cymothoïdae) und die Entstehung eines sekundären sexual-dimorphismus bei parasitischen asseln der familie Cymothoïdae . Schioedte et Meinert, 1881.
Z. Parasitkde, 27 : 1-24.

.../...

- THEODORIDES, J., 1954.- Parasitisme et écologie.
Biologie méd., 43 , 4 : 1-24.
- TINTURIER-HAMELIN, E., 1964.- Recherches sur la différenciation sexuelle d'Idotea balthica basteri Audouin. Mise en évidence histologique et expérimentale d'une glande androgène chez cet Isopode Valvifère.
Bull. Soc. Linn. Normandie, 10 ème série, 5 : 128-132.
- TRILLES, J.-P., 1961.- Sur Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert (Isopoda, Cymothoïdae) du Bassin occidental de la Méditerranée.
C. R. Congr. socs. Sav. Paris. Sect. Sci., 86 ème congrès, 689-696.
- TRILLES, J.-P., 1962.- Remarques morphologiques et biologiques sur les Isopodes Cymothoïdae parasites de poissons de l'Etang de Thau.
Naturalia monspel., III, sér. zool : 101-124.
- TRILLES, J.-P., 1963.- Mise en évidence d'une action du complexe cephalique neurosécrétoire sur la glande androgène et les gonades de Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert. (Isopoda, Cymothoïdae).
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 257 : 1811-1812.
- TRILLES, J.-P., 1963.- Evolution de la glande androgène et des gonades chez Nerocila Orbignyi Schioedte et Meinert.
Bull. soc. zool. Fr., 88, 5-6 : 609-612.
- TRILLES, J.-P., 1964.- Glandes androgènes, gonades et métamérisation chez les Isopodes Cymothoïdae.
Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 62 , 1293 : 1-8.
- TRILLES, J.-P., 1964.- Spécificité parasitaire chez les Isopodes Cymothoïdae Méditerranéens.
Vie Milieu, XV, 1 : 105-116.
- TRILLES, J.-P., 1964.- Variations morphologiques du crâne chez les téléostéens Sparidae et Centracanthidae en rapport avec l'existence sur ces poissons de certains Cymothoïdae parasites.
Annls. Parasit. hum. comp., XXXIX, 5 : 627-630.
- TRILLES, J.-P., 1964.- Sur la glande androgène et les organes globuligènes des Isopodes marins.
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 258 : 6248-6250.

.../...

- TRILLES, J.-P., 1964.- Sur la présence et l'évolution régressive de l'appendix masculina chez les Isopodes Cymothoïdae.
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 258 : 5739-5741.
- TRILLES, J.-P., 1964.- Persistance des glandes androgènes durant le stade femelle, chez les Isopodes Cymothoïdae.
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 258 : 5989-5991.
- TRILLES, J.-P., 1964.- Un nouveau Cymothoadien, Meinertia capri n. Sp. (Isopoda), parasite de Capros aper Lacépède, 1803 (Téléostéens, Caproïdae) en Méditerranée.
Crustaceana, 7, 3 : 188-198.
- TRILLES, J.-P., 1964.- Note préliminaire sur quelques aspects de la reproduction chez les Isopodes Cymothoïdae Méditerranéens.
Archs. Zool. exp. gén., 104, 2 : 127-134.
- TRILLES, J.-P., 1964.- Sur différents aspects du développement de l'ovaire chez les Isopodes Cymothoïdae et l'existence d'une vitello-genèse aberrante dans les ovocytes de certains de ces parasites.
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 258 : 6545-6548.
- TRILLES, J.-P., 1964.- A propos d'un fait particulier d'éthologie parasitaire chez les Cymothoïdae : la relation de taille entre parasites et poissons.
Vie Milieu, XV, 2 : 365-369.
- TRILLES, J.-P., 1965.- Sur deux espèces d'Anilocres (Cymothoïdae) mal connues : Anilocra physodes (L.) et Anilocra frontalis Milne Edwards.
Annls. Parasit. hum. comp., XL, 5 : 575-594.
- TRIM, A.R., 1949.- Studies on the chemistry of the insect cuticle. I. some general observations on certain Arthropod cuticles with special references to the characterization of the proteins.
Biochem. J., 35 : 1088-1098.
- TSECHETWERIKOFF, S., 1911.- Beiträge zur Anatomie de Wasserassel (Asellus aquaticus L.).
Byull. mosk. Obshch. Ispyt. Prir., N.S.T., 24 : 377-509.
- TUZET, O., 1947.- Le plancton du Golfe du Lion et de l'Etang de Thau.
Bull. Mus. Hist. nat. Marseille, 7, 2-3 : 91-95.

- TUZET, O. et C. BESSIERE, 1951.- Recherches sur la spermatogenèse et les cellules bordantes des follicules et canaux testiculaires des Isopodes.
Annls. sci. Nat., Zool. Biol. An., 13 : 453-465.
- TUZET, O., MANIER, J.-F. et R. ORMIERES, 1959.- Recherches sur l'appareil digestif de quelques Isopodes. (Anatomie, Histologie, Cytologie).
Bull. soc. Zool. Fr., 84, 5-6 : 505-531.
- VANDEL, A., 1925.- Recherches sur la sexualité chez les Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres.
Bull. Biol. Fr. Belg., LIX : 317-371.
- VANDEL, A., 1943.- Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoïdea (Isopodes terrestres).
Bull. biol. Fr. Belg., suppl. XXX : 136.
- VANDEL, A., 1944.- Isopodes terrestres récoltés par M. REMY au cours de son voyage en Corse (Juillet-Septembre 1942). II. La famille des Stenoniscidae.
Archs. Zool. exp. gén., 84, 1 : 23-47.
- VANDEL, A., 1964-1965.- De l'emploi des appareils respiratoires pour l'établissement d'une classification rationnelle des Isopodes terrestres (Oniscoïdea)
Bull. soc. zool. Fr., 89, 5-6 : 730-736.
- VAN EMDEN, F., 1922.- Zur Kenntnis der Brutpflege von Asellus aquaticus nebst Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden.
Arch. Naturgesch., 88 : 91-133.
- VEILLET, A., 1958.- Inversion sexuelle et glande androgène chez quelques Crustacés.
Bull. séanc. soc. Sci. Nancy, 27 : 200-204.
- VEILLET, A. et F. GRAF, 1958.- Développement post-embryonnaire des gonades et de la glande androgène chez le Crustacé Amphipode Orchestia cavimana Heller.
C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 246 : 3188-3191.

- VU - TAN - TUE, 1963.- Sur la présence de dents vomériennes et pterygoïdiennes chez Boops Boops (L.) (Pisces, Sparidae), en rapport avec l'Isopode phorétique intrabuccal Meinertia.
Vie Milieu, 14 (2) : 225-232.
- VU - TAN - TUE, 1964.- Evolution de la denture et du régime alimentaire de Boops Boops (L.) au cours de la croissance.
Vie Milieu, Vol. Jubilaire à G. PETIT : 505-515.
- ZEI, M., 1941.- Studies on the morphology and taxonomy of the adriatic species of Moenidae.
Acta Adriatica, II, 4 : 172-175.

*

*

*

DEUXIEME THESE
=====

RECHERCHES SUR LES ISOPODES CYMOTHOIDAE DES COTES FRANCAISES.

I) SYSTEMATIQUE ET FAUNISTIQUE.

Vu et permis d'imprimer
MONTPELLIER, le

Le Recteur de l'Académie
de MONTPELLIER,

Vu et approuvé
MONTPELLIER, le

Le Doyen de la Faculté
des Sciences,



